Renaud Paulian et le programme du CNRS sur les hautes montagnes à Madagascar : étage *vs* domaine

Jean-Louis GUILLAUMET
Muséum national d'Histoire naturelle,
Institut de Recherche pour le Développement, Phanérogamie,
57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)
jlguillau@gmail.com

Jean-Marie BETSCH
Muséum national d'Histoire naturelle,
Département Écologie et Gestion de la Biodiversité, USM 306,
4 avenue du Petit-Château, F-91800 Brunoy (France)
betsch@mnhn.fr

Martin W. CALLMANDER
Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, MO 63166-0299 (USA)
et Conservatoire et Jardin botaniques, chemin de l'Impératrice 1,
CP 60, CH-1292 Chambésy, Genève (Suisse)
martin.callmander@mobot-mg.org

Guillaumet J.-L., Betsch J.-M. & Callmander M. W. 2008 — Renaud Paulian et le programme du CNRS sur les hautes montagnes à Madagascar : étage *vs* domaine. *Zoosystema* 30 (3) : 723-748.

RÉSUMÉ
Le programme intitulé « Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache » (RCP 225/CNRS ; responsable : Recteur Renaud Paulian) avait pour ambition de dégager leurs caractères généraux, l'origine des éléments constitutifs et de tester la validité d'un Domaine malgache des Hautes Montagnes proposé par Humbert dès 1951. De 1970 à 1973, trois campagnes (Andringitra ; Chaînes anosyennes et Ankaratra ; Itremo, Ibity et Marojejy) ont permis une caractérisation écologique des milieux particuliers ainsi que des analyses de systématique sur certains taxa connus pour leur intérêt biogéographique. La succession altitudinale des formations végétales, définies par des critères physionomiques et structuraux, est précisée par massif. Le dernier étage caractérisé par le fourré éricoïde et ses groupements associés ne correspond pas à l'Étage des Hautes Montagnes de l'Est africain. Des groupes de la faune (invertébrés hexapodes : Collemboles et Dermaptères) indiquent une disjonction entre les massifs du Nord (Tsaratanana, Marojejy), ceux du Centre et du Sud ; des éléments de

la flore (Pandanaceae, Araliaceae, Asteraceae) sont en cours d'analyse dans le même sens. Le Domaine des Hautes montagnes à Madagascar est une réalité écologique mais ne peut être défini floristiquement ; chaque massif montagneux est une entité phytogéographique d'étages de végétation interdépendants inclus dans les différents Sous-Domaines du Centre. Les groupes peu mobiles de la faune indiquent globalement une dépendance trophique et bioclimatique (effet tampon du climat intraforestier) vis-à-vis des étages de végétation, mais peuvent réagir à des microclimats locaux par des décalages à leurs limites.

MOTS CLÉS
Madagascar, montagne, formations végétales, étages de végétation, faune du sol, endémisme, Domaine des Hautes montagnes.

ABSTRACT

Renaud Paulian and the CNRS project on Malagasy high mountains: vegetation belt vs domain.

The project entitled "Study of montane ecosystems in the Malagasy region" (RCP 225/CNRS, directed by Renaud Paulian) aimed to elucidate the general features of these ecosystems and the origin of their constituent elements, and to test the validity of the High Mountain Domain proposed by Humbert in 1951. From 1970 to 1973, three expeditions (to the Andringitra, Anosy, Ankaratra, Itremo, Ibity and Marojejy massifs) provided informations to characterize the ecology of these particular environments and to analyse systematically certain groups well-known for their biogeographic interest. The altitudinal succession of plant formations, defined by physiognomic and structural criteria, were detailed for each massif. The highest belt, characterized by an ericoid bush and related associations, does not correspond to the High Mountain formation of East Africa. Data on several faunal groups, including invertebrates (Hexapoda: Collembola and Dermaptera), indicate a disjunction between the northern montane massifs (Tsaratanana and Marojejy) and the remainder in the Center and South; several floristic groups (Pandanaceae, Araliaceae and Asteraceae) are currently being analyzed in a similar manner. Madagascar's High Mountain Domain is an ecological reality, but it can not be defined floristically, as each massif represents a separate phytogeographic entity with interdependent vegetation belts included within the various sub-domains of the island's Central Domain. Faunal groups with limited mobility broadly indicate a trophic and bioclimatic dependence (buffer effect of the intra-forest climate) with regard to vegetation belt, but can respond to local microclimates by a shift at the limits of their ranges.

KEY WORDS
Madagascar, mountain, vegetal formations, vegetation belts, soil fauna, endemism, High Mountain Domain.

INTRODUCTION

En 1970, le Recteur Renaud Paulian soumettait au Centre national de la recherche scientifique (CNRS) un projet de recherche « Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache » qui fut accepté et financé comme « Recherche coopérative sur programme » (RCP 225). Près de dix ans après la publication de « La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines » (Paulian 1961), son auteur concrétisait ainsi l'intérêt qu'il avait toujours manifesté pour les écosystèmes des montagnes de la région malgache et leurs peuplements. De nombreux travaux antérieurs, qu'il n'est pas possible de citer tous ici, avaient apporté des données importantes sur la végétation, la flore et la faune, et il était temps de tenter une analyse synthétique et comparative et, pour ce faire, de visiter ou revisiter les grands massifs malgaches.

L'objectif initial était de dégager les caractères généraux des écosystèmes montagnards malgaches, les

conditions de leur formation et l'origine des éléments constitutifs, puis de tester l'hypothèse de l'existence d'un domaine malgache des hautes montagnes déjà proposée par Humbert en 1951, en opposition à celle de Perrier de la Bâthie (1936) qui n'envisageait qu'un Domaine central « de l'altitude 800 aux plus hautes cimes ». À cette fin, les participants de la RCP devaient réaliser des analyses de systématique sur certains groupes, bien connus globalement au niveau taxonomique et pour leur intérêt biogéographique d'une part, et une caractérisation écologique des milieux et biotopes particuliers d'autre part.

Dès novembre 1966, une mission conjointe ORSTOM (maintenant IRD)/Muséum national d'Histoire naturelle de Paris/Armée française avait prospecté le massif du Tsaratanana par son versant sud, au départ de Bealanana, jusqu'au sommet du Maromokotra, utilisant les mêmes méthodes de collecte que celles qui ont été mises en œuvre pour la faune du sol et de la litière par la RCP 225.

Trois campagnes principales de terrain dans le cadre de la RCP 225 (Andringitra, 1970-1971 ; partie nord des Chaînes anosyennes et Ankaratra, 1971-1972 ; Marojejy, Itremo, Ibity-sud, 1972-1973), auxquelles participèrent au total deux botanistes, un géographe, quatre entomologistes, deux vertébristes (Reptiles et Mammifères) et un écologiste, furent toutes effectuées en début de saison des pluies. Les objectifs principaux étaient de noter de façon précise les conditions de terrain de chaque station, de déterminer la structure des peuplements de chaque écosystème et d'utiliser des méthodes de récolte standardisées afin de permettre les comparaisons entre niveaux et entre massifs différents.

En dehors du rappel des traits géographiques, géomorphologiques et climatologiques, les résultats originaux obtenus dans le cadre de la RCP (Paulian *et al.* 1971, 1973 ; Guillaumet *et al.* 1975) concernent l'identification, la définition et la nomenclature des formations végétales, les études microclimatiques des biotopes terrestres, aquatiques et humides et l'analyse taxonomique de plusieurs groupes zoologiques, microfaune du sol, de la litière et des mousses, insectes, décapodes, gastéropodes, batraciens, reptiles, mammifères et oiseaux.

Parmi les groupes zoologiques prospectés, tous n'ont pas le même intérêt pour étayer la discussion sur la pertinence de concepts comme un étage ou un domaine. Il faut tout d'abord raisonner sur des groupes dont le nombre d'espèces est assez élevé et suffisamment sédentaires pour qu'ils ne fuient pas trop loin d'une formation végétale à la moindre perturbation. Des groupes d'arthropodes aptères ont été privilégiés ici.

Pour répondre à l'intention de ce numéro spécial, qui se veut être un hommage au Recteur Renaud Paulian, les auteurs voudraient insister sur la problématique exprimée par celui-ci et sur la rigueur de l'approche ; ce sont bien les conclusions obtenues alors, et qui se sont confirmées et affinées depuis, qu'ils veulent montrer. Depuis, de très nombreuses études et projets en cours apportent des arguments de première importance : Goodman (1996, 1998, 1999, 2000), Gautier & Goodman (2002), Callmander *et al.* (2003), Goodman & Wilmé (2003) ; seuls seront utilisés les travaux effectués sur des groupes répondant aux mêmes critères d'indicateurs biogéographiques. Depuis 2005, une exploration de la flore et de la végétation du secteur des hautes montagnes du Nord est en cours, ayant pour but d'accéder aux parties les plus inaccessibles de cet ensemble. Ce projet, prévu sur trois ans, est intitulé « Compréhension de la biogéographie de Madagascar : exploration botanique du dernier lien de forêt dans les montagnes humides du Nord ».

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Critères de choix des groupes animaux de l'analyse biogéographique ; méthodes de collecte

Les nombreuses recherches, essentiellement taxonomiques et parfois écologiques, sur la faune ont rarement permis de dégager des données utiles dans la présente discussion, ceci pour plusieurs raisons (qui peuvent se cumuler) :
– les invertébrés, qui constituent de très loin la majorité des espèces (et des individus) dans le règne animal, n'ont que très peu été étudiés sur le plan biogéographique et il est difficile de définir des patrons de distribution et d'endémisme, en particulier si la prospection n'a pas été pensée dans une telle perspective ;

– le choix des méthodes de collecte peut induire des lacunes faunistiques. Par exemple, le lavage de terre et l'extraction de la faune du sol et de la litière par dessiccation (méthode Berlese-Tullgren) doivent être pratiquées en parallèle pour obtenir des jeux de données les plus complets possibles ; pour les pseudoscorpions, l'extraction par dessiccation a comblé deux lacunes au rang familial (Heurtault comm. pers. 1975) ;
– le matériel récolté par des auteurs qui ont participé personnellement à des missions de terrain à Madagascar et qui, de ce fait, ont pu tester l'intérêt de leur groupe zoologique sur le plan écologique d'une part, biogéographique d'autre part, a été privilégié ;
– enfin, des auteurs de premier plan avaient entamé une étude biogéographique sur le matériel de la RCP 225 mais ont disparu avant la fin de leurs travaux (sur les coléoptères Staphylinides, Jarrige 1978 et les pseudoscorpions, Heurtault).

Les éléments de la pédofaune peuvent donner une représentation complémentaire de celle de la végétation, tout en étant parfois décalée par rapport à elle :
– leur petite taille leur permet d'une part d'occuper des microhabitats que seule une frange réduite des végétaux peut occuper, d'autre part de boucler souvent leur cycle de vie en moins d'une année et d'être ainsi des indicateurs de variations spatiales ou/et temporelles, temporaires ou transitoires ;
– leur mobilité, sur des distances malgré tout réduites, leur permet de se soustraire aux conditions parfois sévères en haute altitude en se réfugiant dans des microhabitats qu'ils n'occupent que temporairement. Mais, comme ce ne sont pas des itinérants efficaces (ils sont très loin des insectes volants sur ce plan), les indications fournies par les groupes de la faune du sol sont géographiquement et écologiquement précises.

Deux groupes du sol ou liés au sol par la litière, les mousses au sol et les bois morts, les Collemboles et les Dermaptères, relèvent bien des critères de choix évoqués plus haut, c'est-à-dire qu'ils sont caractérisés par une mobilité réduite, et donc un caractère indicateur reconnu, et une connaissance large des taxons de Madagascar.

Caractères généraux des massifs

Le plus haut sommet de Madagascar n'atteint pas 3000 m d'altitude et, de ce point de vue, on ne peut pas comparer les massifs montagneux malgaches (Fig. 1) à ceux de l'Afrique de l'Est. Cependant, leurs positions entre 13°30' et 25° de latitude sud, leurs pentes parfois accusées en font des reliefs frais, voire froids, couverts par une végétation sommitale très basse. Par ailleurs, chacun de ces massifs possède des caractéristiques géologiques, pédologiques, climatiques et botaniques spécifiques :
– le Tsaratanana (2876 m), vaste ensemble montagneux cristallin précambrien surmonté par des formations volcaniques d'âge miocène, se trouve en bioclimat subhumide, les pentes globalement peu accusées induisant un gradient thermique moins marqué que, par exemple, sur le Marojejy (Fig. 2A, B). La forêt atteint 2600 m d'altitude sur le versant ouest, dans une tête de vallée sous le plateau sommital ; le sommet porte une prairie altimontaine, partiellement détruite par le feu au début du XXe siècle (Perrier de la Bâthie 1927), et des rochers de faible développement ;
– le Marojejy (2137 m), sensiblement sous la même latitude que le Tsaratanana, est un massif cristallin de petite taille, composé de crêtes granitiques de pendage moyen à fort. Le gradient thermique étant globalement important, la forêt de montagne (Fig. 2C) remplace, dès 1400 m, la forêt de moyenne altitude ; les brouillards sont très fréquents mais l'insolation peut rendre la végétation très sèche en quelques heures. Le sommet est herbeux, parsemé de rochers de faible développement et de quelques dépressions hydromorphes ;
– l'Ankaratra (2643 m) est un massif volcanique situé en zone bioclimatique subhumide non compensée par les précipitations occultes (rosée, brouillards) en saison sèche, mais vraisemblablement compensée au-dessus de 1800-2000 m. La forêt de montagne subsistait, en 1972, jusqu'à 2200 m dans quelques secteurs protégés à l'est ; la partie sommitale, entre 2200 et 2600 m, est occupée soit par de la brousse éricoïde, soit par une prairie altimontaine, parsemée de rochers de faible développement, qui a brûlé de nombreuses fois (Jenkins 1987) ;
– l'Ibity (2240 m) et l'Itremo (1923 m) sont assez semblables par leur substrat géologique, les zones supérieures de quartzite, en particulier des lames d'itacolumite qui leur donne un aspect étrange. Ils sont situés dans le secteur subhumide, vraisemblablement

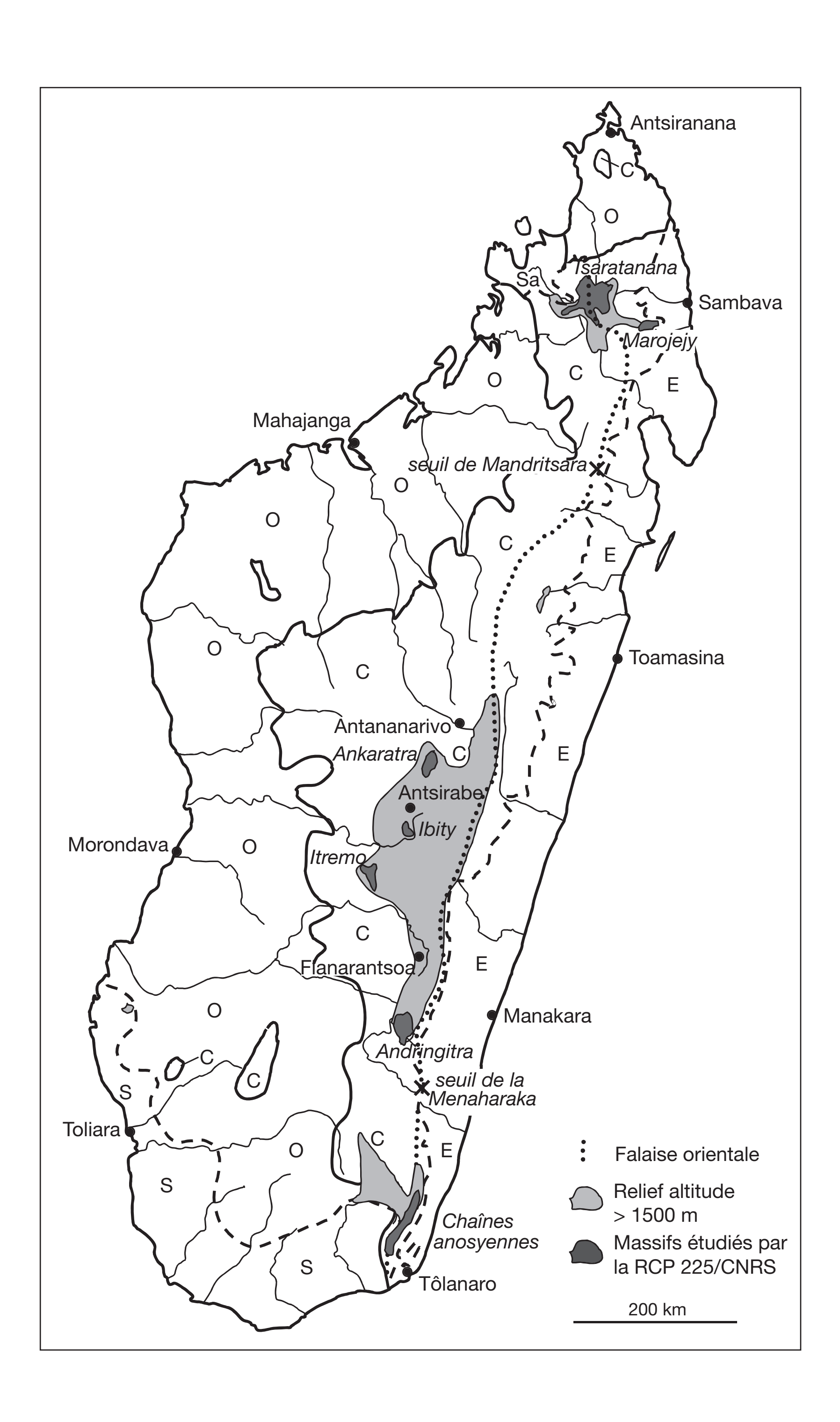


Fig. 1. — Domaines phytogéographiques de Madagascar selon Humbert (1955) et les ensembles montagneux étudiés. Abréviations : **C**, centre ; **E**, est ; **O**, ouest ; **S**, sud.

TABLEAU 1. — Types de bioclimats humide et subhumide à Madagascar (d'après Cornet 1974). Abréviations : **D mm**, déficit hydrique en mm d'eau ; **m °C**, moyenne des minima du mois le plus froid en degrés Celsius.

	humide		**subhumide**	
D mm	**0**	**0-100**	**100-200** atténué par les brouillards	**200-300** non atténué
m °C				
> 18	Hpa			
16-18	Hpb	Hhc		sH2b
13-16	Hpc	Hhc		sH2c
10-13		Hhd	sH1d	sH2d
7-10		Hhe	sH1e	sH2e
3-7			sH1f	
3-0			sH1f-M	
< 0			sH1M	

atténué par les brouillards et la rosée en saison sèche pour l'Ibity, du fait de sa position plus orientale et de son altitude, non atténué pour l'Itremo (Guillaumet *et al.* 1975). De petites forêts de montagne subsistaient en 1972 dans quelques têtes de vallée. Aujourd'hui, la végétation du massif de l'Ibity est dominée par des pelouses et une végétation rupicole avec de grandes surfaces de forêt sclérophylle à « tapia » (*Uapaca bojeri* Baill.). Il subsiste cependant des fragments de forêts denses humides dans les bas-fonds. Les feux sont fréquents et cette forêt décline depuis des décennies. La situation est semblable dans l'Itremo où, cependant, des fragments de forêt plus grands subsistent, notamment à Antsirakambiaty abritant encore trois espèces de lémuriens (Birkinshaw *et al.* 2004, 2006) ;

– l'Andringitra (2658 m) est un massif cristallin de taille moyenne composé dans sa partie centrale et occidentale de rochers de très grand développement se terminant par des falaises de près de 500 m de haut, au-dessus des étages inférieurs. C'est un univers minéral spectaculaire, dont la zone sommitale aurait été couverte de glace jusqu'à 12 000 ans BP (Vidal Romani *et al.* 2002), mais qui subit encore actuellement une desquamation des roches, sous l'alternance du gel et du dégel durant l'hiver austral. Le massif est sous la double influence bioclimatique de l'est, amenant des pluies fournies (2625 mm/an à 2000 m d'altitude, Anjavidilava), et de l'ouest apportant des orages, le total pluviométrique étant plus réduit (2086 mm/an à 2500 m dans la cuvette du pic Boby ; 1581 mm/an à 2000 m d'altitude sur le plateau d'Andohariana). La partie orientale porte de la forêt humide et de la forêt sclérophylle de montagne jusqu'à 2000 m, alors que la partie centrale est couverte de fourrés à *Erica* lorsqu'un sol a pu s'établir entre des dalles rocheuses ou sur le glacis d'éboulis au pied des falaises (Fig. 2D) ;

– les Chaînes anosyennes (culminant à 1959 m) sont un massif cristallin allongé, aux pentes accusées ; l'ensemble de la chaîne est sous l'influence des vents d'est et la forêt atteint pratiquement le sommet dans sa partie nord (1954 m), mais aussi dans sa partie sud (Andohahela) où les vents d'est, déchargés de leur humidité, subissent à l'ouest un effet de fœhn, responsable de la présence, à une distance très proche de la ligne de crête, du fourré à Didiereaceae et à *Euphorbia*.

À noter que tous ces massifs et d'autres, non prospectés faute de temps et de moyens par la RCP 225, sont regroupés naturellement en un ensemble du Nord reliant le Tsaratanana, l'Anjanaharibe et le Marojejy, un ensemble du Centre allant de l'Ankaratra à l'Andringitra et un ensemble du Sud, avec les Chaînes anosyennes (Fig. 1). La distance entre les massifs du Nord et du Centre est très importante (400 km), la zone humide et subhumide étant de plus très étroite entre ces deux massifs, alors que la distance entre les massifs du Centre et du Sud-Est n'est que de 150 km et que la zone humide et subhumide est assez large au niveau du seuil de la Menaharaka. Toutes les campagnes de prospection de la RCP 225 et celle du Tsaratanana ont eu lieu à la même époque de l'année, l'été austral, de début novembre à fin février, de même que les autres programmes de recherche qui furent menés ultérieurement.

CLIMATOLOGIE GÉNÉRALE

À partir des données de la Météorologie nationale de Madagascar, dont la collecte était suivie généralement depuis 30 ans à cette date, Cornet (1974) a proposé une caractérisation des bioclimats par :

– le *déficit hydrique climatique cumulé* au cours de la saison sèche, exprimé par la différence suivante : D = évapotranspiration potentielle – évapotranspiration réelle ;



FIG. 2 — Les formations végétales d'altitude à Madagascar : **A**, fourré de montagne au premier plan, forêt de montagne à l'arrière plan, pics de l'Ambohimiravavy, satellite du massif du Tsaratanana, nord-est de Madagascar, 2300 m (photo : M. W. Callmander) ; **B**, étage à bambous au pied de l'Ambohimiravavy, satellite du massif du Tsaratanana, nord-est de Madagascar, 2000 m (photo : S. Wohlhauser) ; **C**, forêt sclérophylle de montagne (« sylve à lichens ») ; massif du Marojejy, nord de Madagascar, 1500 m (photo : RCP 225 CNRS) ; **D**, fourrés de montagne établis entre les dalles rocheuses du bastion central cristallin du massif de l'Andringitra, centre de Madagascar, 2500 m (photo : RCP 225 CNRS).

– la *moyenne des minima du mois le plus froid* (m), facteur thermique limitant.

La combinaison de ces deux facteurs avec une modification mineure pour les bioclimats de montagne aux moyennes des minima du mois le plus froid pouvant aller jusqu'à -5 °C, se présente selon le schéma suivant (Tableau 1), réduit ici aux zones bioclimatiques humides (versant oriental jusqu'à 1600 m environ) et subhumide (Hauts-Plateaux du Centre et massifs montagneux).

Les massifs montagneux de Madagascar sont situés dans les zones bioclimatiques humide et subhumide et nous limiterons volontairement les rappels sur la climatologie de l'île à ces secteurs :

Tableau 2. — Nomenclature des formations végétales d'altitude à Madagascar.

Perrier de la Bâthie (1921)	**Humbert & Cours Darne (1965)**	**Paulian *et al.* (1971)**
Pelouse à xérophytes	Pelouse à xérophytes	Végétation rupicole
	Savane d'altitude	Prairie altimontaine
Broussailles éricoïdes	Fourré dense d'altitude	Fourré de montagne
Silve à lichens	Sylve à lichens	Forêt dense sclérophylle de montagne
Forêt à sous-bois herbacé	Forêt dense ombrophile de moyenne altitude	Forêt dense humide de montagne

– le relief accusé de Madagascar, avec une ligne de crête orientée nord-sud, décentrée vers l'est, détermine deux zones d'influence : 1) celle des vents d'est pluvieux, sans déficit hydrique marqué au cours de l'année ; et 2) celle des vents d'ouest amenant des orages et comportant une saison sèche de durée et d'intensité croissantes du nord au sud ;
– l'altitude des « Hauts-Plateaux » (globalement supérieure à 1000 m) atténue la dessiccation en saison sèche, rendant le bioclimat subhumide en moyenne altitude et en montagne.

Dans une zone bioclimatique donnée, ou dans la zone d'affrontement de deux influences climatiques opposées, les sites se différencient selon la topographie et les caractéristiques de la végétation. Certains points géographiquement très proches peuvent présenter des climatogrammes très différents : par exemple, dans le massif de l'Andringitra, à la même altitude de 2000 m, Andohariana, subhumide froid sous influence des vents d'ouest, et Anjavidilava, humide très frais sous influence orientale, distants de 4 km seulement (Fig. 3).

RÉSULTATS DE LA RCP 225

Caractérisation et nomenclature des formations végétales

La caractérisation des écosystèmes montagnards passait par une définition des formations végétales et une mise au point de la terminologie servant à les nommer. Cette première étape est basée sur la mise en évidence des critères physionomiques et structuraux, complétée par des collectes des éléments jugés dominants, identifiés postérieurement. L'estimation des limites altitudinales a fait l'objet d'une attention particulière. Il va sans dire que l'importante littérature relative à la flore et à la végétation fut très largement exploitée.

La diversité des termes utilisés pour une même forme de végétation n'est pas sans apporter quelques confusions (Paulian *et al.* 1971). Déjà embarrassante pour les botanistes, cette situation est rédhibitoire pour les chercheurs d'autres disciplines et nuit à tout effort de recherches interdisciplinaires.

La nomenclature et la terminologie proposées se basent sur celles des milieux végétaux élaborées au congrès de Yangambi (Trochain 1955 ; CSA 1956), anciennes certes, mais qui se voulaient une ambition régionale (Afrique et Madagascar) et n'ont jamais été remplacées à ce jour. Cette nomenclature se fondait essentiellement sur la physionomie, même si les termes et définitions faisaient appel à des critères écologiques, biologiques, dynamiques ou floristiques. La végétation d'altitude y apparaît comme un peu « oubliée » et Guillaumet & Koechlin (1971) en précisèrent et complétèrent certaines définitions qui seront utilisées ici. Le Tableau 2 présente les correspondances entre ces termes et ceux utilisés précédemment, parmi beaucoup d'autres, par Perrier de la Bâthie (1921) et Humbert & Cours Darne (1965).

Étagement et limites altitudinales

Il est évident que la limite entre les formations végétales n'est pas strictement horizontale, selon une ligne de niveau précise. Les modifications locales du relief permettent des remontées de la forêt dense d'altitude dans la forêt sclérophylle située au-dessus ; alors que le fourré sclérophylle peut descendre à la faveur d'une crête exposée au vent et au sol pratiquement inexistant. Par

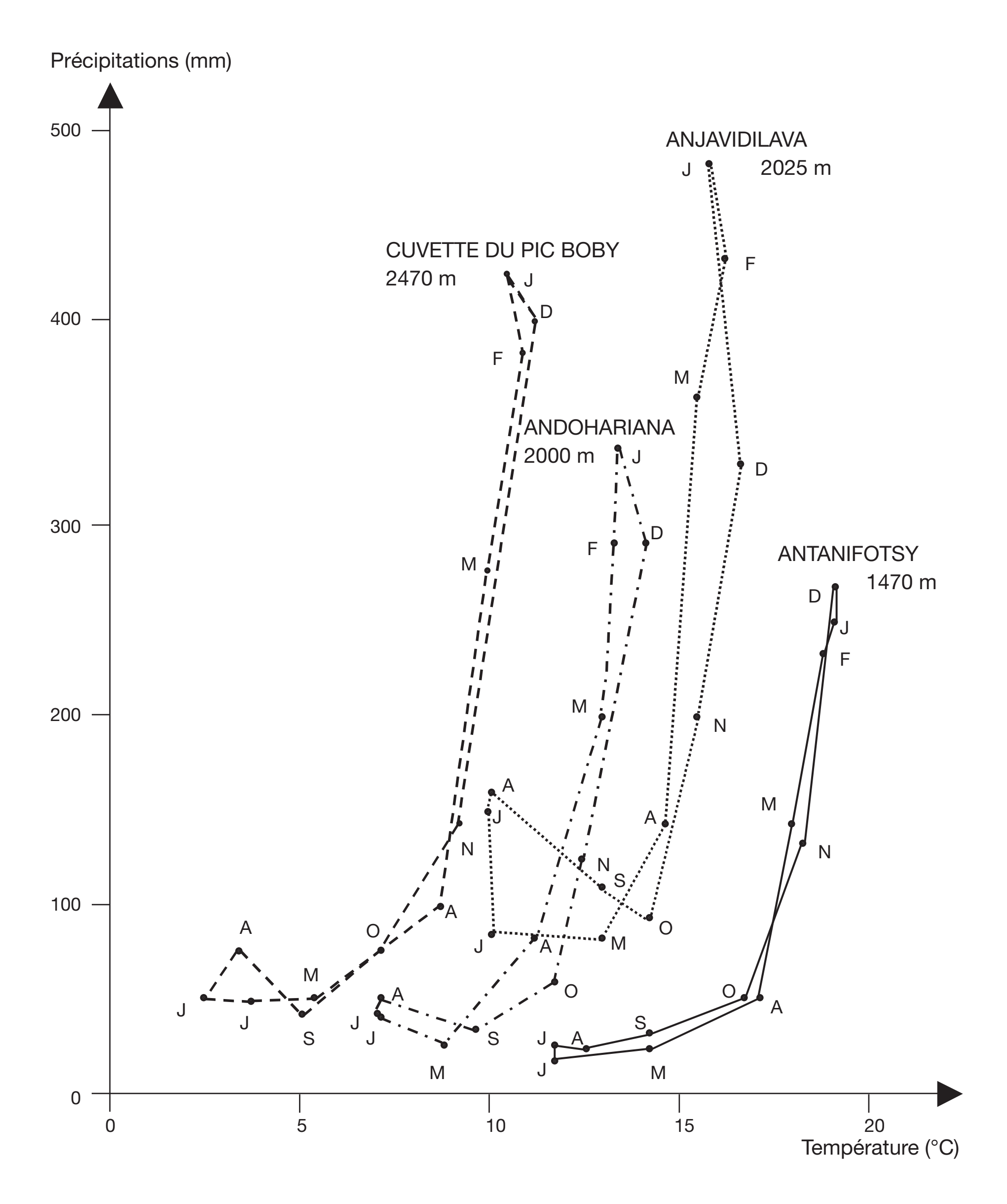


FIG. 3. — Climats stationnels dans l'Andringitra : cuvette Boby, Andohariana et Antanifotsy, subhumide ; Anjavidilava, humide (Paulian *et al*. 1971 modifié).

ailleurs, si certaines limites sont nettes entre fourré et prairie altimontaine par exemple, elles peuvent être progressives entre forêt sclérophylle et fourré. C'est dire que les limites théoriques indiquées dans le Tableau 3 sont relativement imprécises et incomplètes. À partir de la limite supérieure de la forêt sclérophylle, l'intrication des groupements végétaux rendrait illusoire la détermination de limites altitudinales.

Cet étagement se retrouve sur tous les massifs, les limites en varient avec l'orientation des versants, la latitude et la situation géographique. La Figure 6A schématise ces variations. De bas en haut, les caractéristiques visibles importantes sont l'abaissement de

Tableau 3. — Limites moyennes (en m) des formations végétales sur les différents massifs montagneux à Madagascar.

	Tsaratanana	Marojejy	Ankaratra	Ibity	Itremo	Andringitra	Chaînes anosyennes
Points culminants	2876	2133	2643	2240	1923	2658	1959
Végétation rupicole / Prairie altimontaine / Fourré de montagne	2000	1800	2000	1500	1300	2000	1900
Forêt dense sclérophylle de montagne	1800	1400	1800			1900	1700
Forêt dense humide de montagne	800	800	700			700	700

la hauteur moyenne de la strate arborée supérieure, la réduction du nombre de strates, la diminution des diamètres, la modification du port général des ligneux qui deviennent de plus en plus tortueux, le redressement des rameaux (port fastigié), la réduction des dimensions foliaires, l'accentuation de la sclérophyllie, l'augmentation du nombre des épiphytes et l'abondance de plus en plus marquée de bryophytes et lichens qui atteint son maximum dans la forêt sclérophylle pour décroître jusqu'à disparaître ensuite, la diminution de la diversité floristique mais l'augmentation de l'originalité floristique et faunistique. Toutes ces caractéristiques s'expliquent par l'augmentation du rayonnement solaire, les variations climatiques dues à l'altitude et la diminution de l'épaisseur des sols. Il en résulte une convergence de formes particulièrement spectaculaire à l'étage du fourré de montagne (Guillaumet & Koechlin 1971 ; Paulian *et al.* 1971, 1973 ; Guillaumet *et al.* 1975).

La très grande majorité des espèces ligneuses du fourré de montagne ont un port de bruyères, lesquelles sont représentées sur les montagnes malgaches par la famille des Ericaceae et le genre *Erica* (qui regroupe toutes les espèces autrefois connues comme *Philippia*, selon la dernière révision de Door & Oliver 1999), ce qui lui a valu les noms de « broussaille », « brousse », « fourré dense » ou « végétation buissonnante éricoïde » (Guillaumet 1983). Port fastigié, feuilles réduites et coriaces se retrouvent chez des représentants de familles très diverses, Asteraceae, Clusiaceae, Melastomataceae, Podocarpaceae, Rhamnaceae, Rubiaceae, Thymeleaceae, Vacciniaceae, etc. Ces familles, souvent les mêmes genres, sont représentées en basse altitude par des espèces à grandes feuilles.

Mais si on peut parler de fourré de montagne pour la formation végétale ci-dessus décrite, il faut bien avoir à l'esprit, avec Humbert (1928), que « la *brousse éricoïde* est loin de constituer une végétation homogène, et encore moins, *a fortiori*, une association unique. C'est, à vrai dire, un groupe de formations (en prenant ce nom au sens physionomique), un ensemble d'associations végétales tantôt bien distinctes, tantôt plus ou moins intriquées, suivant les conditions stationnelles locales ». À la formation fondamentale, viennent s'ajouter ces groupements généralement de faible extension, déterminés par l'importance de l'eau dans le substrat, mares, cuvettes et dépressions humides, eaux courantes plus ou moins temporaires et ruisseaux de type torrentiel ou, au contraire, sur substrat sec, telles les plaques rocheuses, les amas et éboulis de rochers ; habitats souvent marqués par des conditions climatiques très contrastées, ils abritent plantes et animaux caractéristiques.

Données microclimatiques

Des nombreux enregistrements microclimatologiques effectués dans les différents massifs montagneux au cours des campagnes de la RCP 225 (Paulian

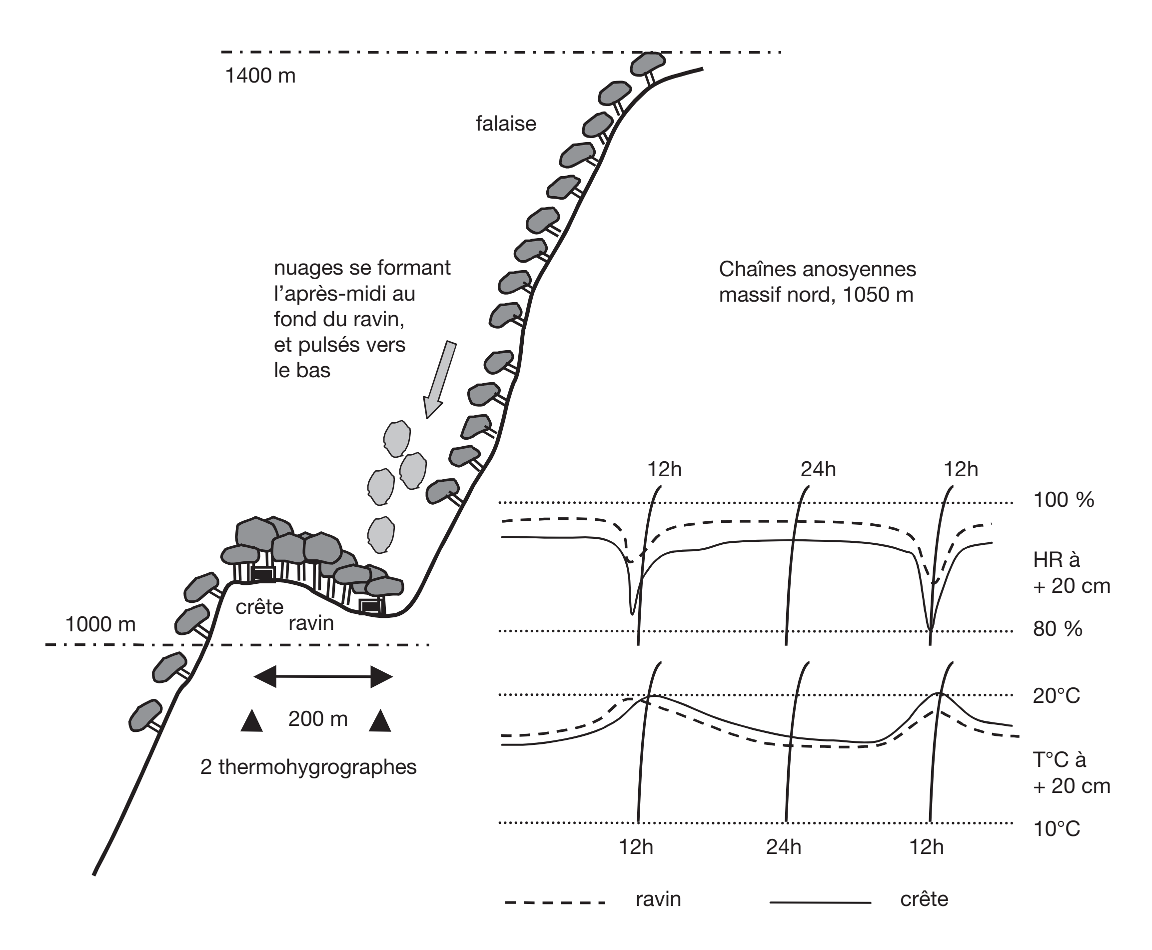


FIG. 4. — Abaissement de la température par écoulement d'air froid le long d'une falaise dans la forêt de moyenne altitude des Chaînes anosyennes (d'après Paulian *et al*. 1973).

et al. 1971, 1973; Guillaumet *et al.* 1975), on retiendra essentiellement trois phénomènes qui jouent très localement sur les paramètres du climat stationnel :

– le microclimat intraforestier déterminé par la hauteur de la voûte, l'architecture et le type de feuillage, constitue un paramètre écologique important. À des distances très faibles (200 m), un même climat stationnel humide de montagne, comme à Anjavidilava (dans l'Andringitra), peut s'exprimer par des profils thermiques et hygrométriques moyennement tamponnés sous forêt sclérophylle de montagne, peu tamponnés sous forêt sclérophylle de montagne à *Erica*, non tamponnés sur les dalles rocheuses (Paulian *et al.* 1971) ;

– l'abaissement de la température dans certains sites exposés à des écoulements d'air froid le long des parois rocheuses abruptes est un phénomène particulièrement mis en évidence dans les Chaînes anosyennes (Paulian *et al.* 1973). Un enregistrement à 1050 m d'altitude au pied d'une falaise y a montré que, localement, une coulée d'air froid venant du sommet abaissait la température de 2 °C et élevait l'humidité relative de l'air par rapport à une crête toute proche et isolée (Fig. 4) ; la faune du sol et de la litière montrait une association d'espèces typique de la forêt de montagne située 400 m plus haut alors que, sur la crête voisine, le cortège était caractéristique de la forêt humide de moyenne altitude. Ce phénomène paraît assez général dans les Chaînes anosyennes, dont le relief

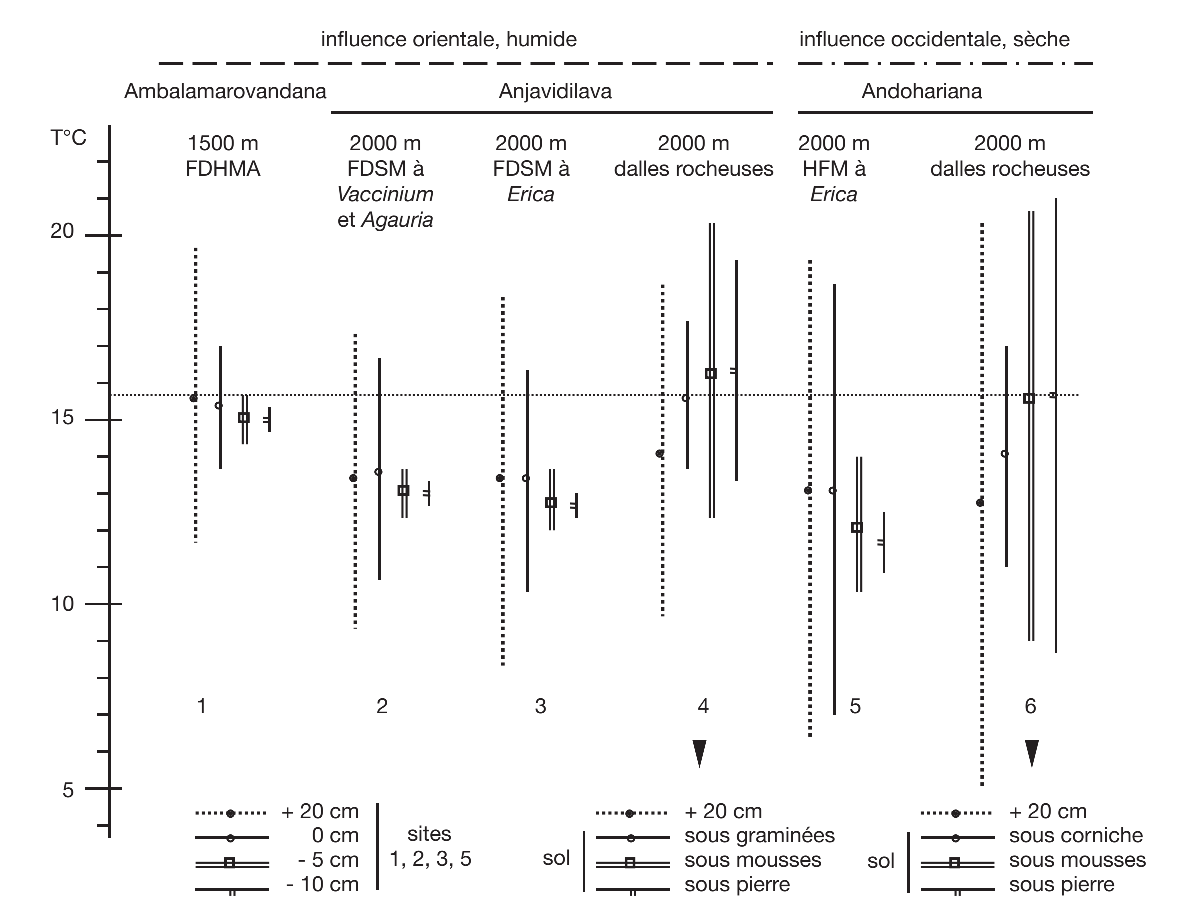


FIG. 5. — Données thermiques journalières comparées dans les principaux biotopes de l'Andringitra (d'après les données de Paulian *et al*. 1971). Abréviations : **FDHMA**, forêt dense humide de moyenne altitude ; **FDSM**, forêt dense sclérophylle de montagne ; **HFM**, haut fourré de montagne.

est très accusé, puisque, dès 150 m d'altitude, le cortège était déjà celui de la forêt de moyenne altitude, habituellement présent entre 600 et 1300 m ; la faune du sol caractéristique de l'étage de basse altitude était la plupart du temps située entre 10 et 150 m. Le massif du Marojejy, qui présente aussi des pentes rocheuses abruptes, voit également les limites altitudinales des étages de végétation abaissées par rapport à des massifs de grand développement comme le Tsaratanana. La relative proximité du littoral doit aussi être responsable de l'abaissement des étages sur les versants orientaux du Marojejy et des Chaînes anosyennes ;

– l'augmentation de la moyenne thermique dans des microbiotopes particuliers en zone rocheuse et prairiale, où l'absence de formation arborée ne permet pas de bénéficier d'un tampon vis-à-vis des paramètres climatiques stationnels. Dans l'Andringitra (Fig. 5), grâce à des enregistreurs thermiques à sondes (Paulian *et al.* 1971), une attention particulière avait été apportée à l'évolution diurne de la température dans ces microbiotopes soumis à des variations souvent accusées : il a été relevé un minimum absolu au mois d'août de -16°C dans la cuvette sous le sommet de l'Andringitra (Saboureau 1962) et de rares apparitions de neige. Par le jeu alterné du rayonnement solaire intense pendant la journée et de l'inertie thermique des substrats pendant la nuit, des microbiotopes, comme les pierres, les mousses

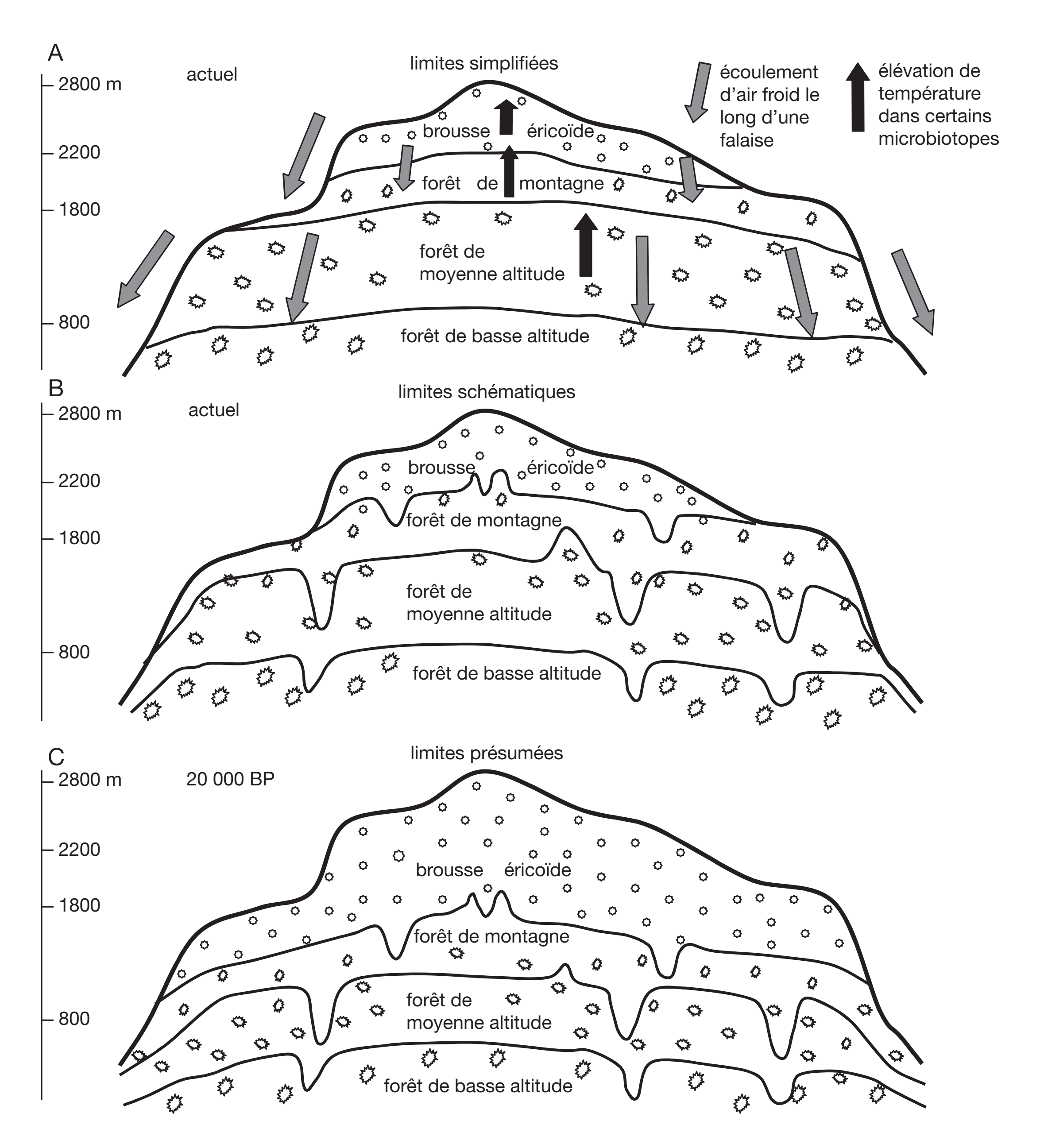


Fig. 6. — Limites altitudinales de végétation dans les massifs montagneux de Madagascar et leurs variations actuelles et passées.

ou les coussins de graminées posés sur les rochers ou les corniches, voient leur température moyenne s'élever par rapport à celle de l'air à 20 cm au-dessus du substrat (le gain atteint 2,3°C à Anjavidilava et 2,5°C à Andohariana pour le sol sous les mousses et sous les pierres) ; à 2000 m d'altitude, leurs écarts thermiques journaliers sont plus accusés sous climat stationnel subhumide (Andohariana) que sous climat humide (Anjavidilava). Du fait de ces élévations thermiques, certains biotopes situés à 2000 m sont

à des moyennes égales ou supérieures à celles de la litière et du sol en forêt humide de moyenne altitude à 1500 m (Ambalamarovandana). Ces microbiotopes abritent des lignées animales et végétales de petite taille (faune du sol, insectes, reptiles, bryophytes, ptéridophytes, etc.) ; ces conditions plus favorables ne concernent pas des animaux ou végétaux de grande taille.

De l'ensemble des observations relatives aux phénomènes climatiques qui ont influencé, avec des intensités diverses, la composition et la répartition des peuplements végétaux et animaux dans les montagnes de Madagascar, il ressort que :

– les limites altitudinales théoriques des étages de végétation (Fig. 6A) sont fonction de la topographie du massif montagneux concerné, le gradient thermique étant plus élevé dans un massif à pente forte et à base relativement restreinte comme le Marojejy, les Chaînes anosyennes et l'Andringitra central, moins élevé dans un massif de grand développement et à pentes moyennes comme le Tsaratanana ;
– des écoulements d'air froid le long de pentes très fortes peuvent localement abaisser ces limites de façon très sensible et y introduire des anomalies dans les répartitions altitudinales des cortèges d'espèces typiques d'un étage donné ;
– des microbiotopes particuliers en zones montagneuses découvertes bénéficient d'une augmentation de leur température, parfois liée aussi à une réduction des écarts thermiques journaliers, ce qui permet à des espèces de petite taille de développer des stratégies de conquête d'espaces à des altitudes plus élevées.

De ce fait, les limites altitudinales des étages de végétation constatées sur le terrain sont souvent très tourmentées, avec une intrication de biotopes relevant d'étages de végétation différents (Fig. 6B). Elles correspondent certainement aux particularités orographiques, aux modifications paléoclimatiques (importantes dans la partie nord de Madagascar par exemple, Rossi 1976), et enfin à la dispersion, la reproduction et l'âge des différents groupes qui composent la flore malgache (Callmander *et al.* 2003 pour un exemple sur les Pandanaceae). En tout état de cause, la mosaïque de climats stationnels et de microbiotopes responsable des changements physionomiques de la végétation ne s'accorde pas avec une définition non contestable d'un domaine des hautes montagnes. Sur la côte est malgache, l'étagement clair et régulier de la végétation peut s'expliquer par la continuité de l'escarpement oriental et l'homogénéité des vents sur l'ensemble de cette côte. Au nord de Madagascar, une géomorphologie complexe, comprenant plusieurs massifs enchevêtrés permet difficilement de faire cadrer la succession altitudinale de la végétation avec une classification phytogéographique.

Comparaison avec les montagnes de l'Est africain

Les étages de végétation – espaces compris entre deux altitudes et individualisés par leur peuplement végétal (Da Lage & Métailié 2000) ; le terme ceinture est aussi utilisé (Bernardi 1979) – des montagnes de Madagascar peuvent être assimilés à ceux qui ont été reconnus en Afrique de l'Est. Les étages de forêt et de fourré de montagne se retrouvent de part et d'autre de l'océan Indien avec des caractéristiques physionomiques et structurales, quelquefois même floristiques, identiques. Hedberg (1951) insiste sur les difficultés d'unifier les différentes descriptions et aussi les originalités des différents massifs africains et montre (1964) l'hétérogénéité des groupements végétaux dans les différentes régions montagnardes africaines. On retrouve une situation analogue à Madagascar (Fig. 7).

La grande différence se place au niveau de l'étage supérieur constitué par une végétation basse résultant de la combinaison de cinq formes biologiques prépondérantes, herbes et végétaux sub-ligneux, et dominée par les *Dendrosenecio* et *Lobelia* géants (Hedberg 1964). À noter aussi l'importante présence de genres et espèces paléarctiques.

Cet étage « afro-alpin » n'existe pas à Madagascar (Guillaumet 1974) :

– nulle part, les altitudes ne sont suffisantes pour que la forêt ou les formations ligneuses basses puissent y prospérer. Jusqu'au sommet, on peut rencontrer, à la faveur de quelques conditions abritées, un vestige de forêt (2600 m au Tsaratanana, 2055 m au Marojejy, 2000 m dans l'Andringitra) ou des troncs et autres restes calcinés (Chaînes anosyennes, Ankaratra) ;
– les taxons d'origine tempérée sont rares à Madagascar, au contraire de l'Afrique ;

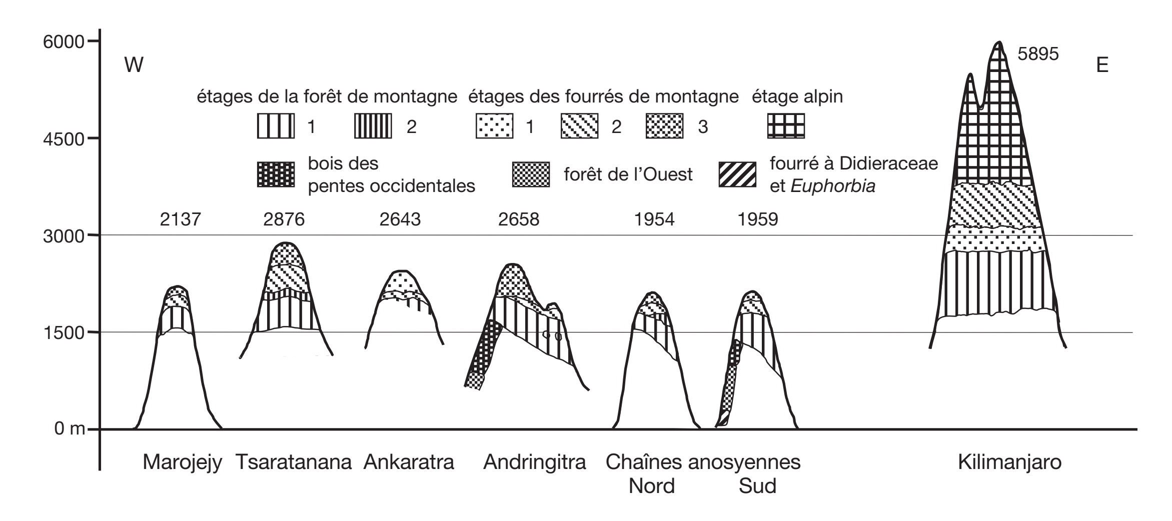


Fig. 7. — Étagement de la végétation sur les principaux massifs montagneux de Madagascar comparés à celui du Kilimanjaro (d'après Guillaumet 1974 ; Hedberg 1951). Étage de montagne : **1**, forêt dense humide ; **2**, peuplement de bambous. Étage des fourrés de montagne : **1**, prairie ; **2**, forêt dense sclérophylle ; **3**, fourré éricoïde.

– le genre *Dendrosenecio* et les espèces géantes de *Lobelia*, avec leurs extraordinaires endémismes en Afrique, par massifs et par altitudes (Knapp 1972), sont absents à Madagascar.

Rappels sur l'évolution du climat et de la végétation au cours des 100 000 dernières années

Les données récentes sur l'évolution paléoclimatique de Madagascar sont peu nombreuses, comparées à celles du continent africain. Les travaux de Battistini (1965) et Rossi (1976, 1978) apportent cependant des données intéressantes sur les paléoclimats du Quaternaire grâce à des études géomorphologiques et géologiques.

Plus récemment, Straka (1996) a tracé les grands traits de l'histoire de la végétation du versant oriental et des Hauts-Plateaux de Madagascar au cours de cette période grâce à quatre diagrammes palynologiques essentiels. Un net abaissement des températures moyennes a amené la limite entre forêt et fourré de montagne à Ericaceae aux environs de 900 m, au moins lors de deux longs épisodes jusqu'au maximum de la dernière glaciation à la latitude d'Andasibe (autrefois Périnet) et du lac Itasy. La remontée de température entre 18 000 et 9500 ans BP a ramené cette limite à l'altitude actuelle (1800 à 2000 m) dans l'Ankaratra. Par contre, la Montagne d'Ambre, où le taux de pollen d'Ericaceae-Vacciniaceae à 900 m est toujours resté très faible, a conservé sa couverture de forêt humide.

Enfin, selon Burney (1996), le climat a été plus froid mais aussi plus sec lors de la dernière glaciation et deux périodes arides sont intervenues vers 7000-8000 ans BP puis entre 2000 et 1000 ans BP (Fig. 6C). L'extension des formations éricoïdes à l'altitude de 1000 m lors des périodes de refroidissement, avec les mêmes hétérogénéités dans les limites altitudinales des formations végétales et intrications de biotopes que celles mentionnées ci-dessus, aurait permis aux populations végétales et animales de certains sommets (Ankaratra-Andringitra) de rester en relation.

Faune du sol et de ses annexes

Hexapodes Collemboles

Le super-ordre des Collemboles, très ancien, situé à la base des Hexapodes, est connu actuellement à Madagascar par 70 espèces environ (le nombre d'espèces supposé étant très largement supérieur à ce chiffre) dont 90 % sont endémiques, l'endémisme au niveau générique se situant à 40 % environ (Betsch & Cassagnau 1996 ; Betsch 2003). Ils ont investi pratiquement tous les biotopes et sont

assez étroitement dépendants de la formation végétale qui les héberge ; pour les Collemboles de la surface du sol et des substrats épigés (litière, mousses, bois mort), le caractère moins tamponné de leur microbiotope (par rapport aux horizons endogés, de 0 à 10 cm de profondeur pour les études menées à Madagascar) les désigne comme des indicateurs de changements dans la structuration spatiale et la dynamique des biotopes forestiers et découverts.

Collemboles Symphypléones

Origines biogéographiques. Les Collemboles Symphypléones de Madagascar (Betsch 1974, 1980, 2003) ont plusieurs origines biogéographiques :

– des genres pantropicaux dont le genre *Temeritas* Delamare & Massoud, 1963 avec 18 espèces dans les forêts humides et subhumides orientales de basse et de moyenne altitude et les forêts sèches de l'ouest ;

– un genre orophile gondwanien (Betsch 1980), *Papirinus* Yosii, 1954, présent au-dessus de 1700-2000 m d'altitude au Kivu, au Drakensberg, au Népal, en Thaïlande (Doï Inthanon) et à Madagascar et, plus bas en altitude, au Japon ; à Madagascar, le genre *Papirinus* est limité à la seule forêt de montagne (Angavokely, Ankaratra, Andringitra, Itremo, forêt du pK 300 entre Antsirabe et Ambositra, Chaînes anosyennes) et n'a pas pu être trouvé ni au Marojejy, ni au Tsaratanana.

Spécialisation des lignées. Pour les Collemboles Symphypléones, la caractérisation des formations végétales du Domaine du Centre à Madagascar se fonde sur l'inféodation des genres suivants :

– La limite entre *Temeritas* et *Papirinus* est la limite, pour la faune des Collemboles, entre les forêts orientales de l'étage de moyenne altitude et de l'étage de montagne ;

– neuf genres endémiques dont cinq sont spécifiques des formations végétales de moyenne altitude et de montagne. Parmi eux, le genre *Zebulonia* Betsch, 1970 n'a été trouvé que dans la forêt de moyenne altitude du Tsaratanana ; le genre *Bourletiellitas* Betsch, 1974 caractérise toutes les forêts de moyenne altitude et de montagne des domaines bioclimatiques humide et subhumide ; trois genres sont inféodés :

– pour *Anjavidiella* Betsch, 1974, aux formations à *Erica* de l'ensemble des massifs montagneux, depuis les bas fourrés jusqu'à la forêt sclérophylle de montagne à *Erica* ; la spécialisation est de type trophique, les individus se trouvant sur les « anjavidy » (Éricacées), mais pas au sol en dessous ;

– pour *Vatomadiella* Betsch, 1974, aux rochers de faible développement dans la prairie altimontaine sur l'Ankaratra, l'Itremo et l'Ibity ;

– pour *Madecassiella* Betsch & Waller, 1996, aux pavages et aux grains grossiers de quartzite formant le substrat des fourrés à *Erica* dans la prairie altimontaine de l'Ibity.

On retiendra, pour les Collemboles Symphypléones (Fig. 8), que :

– l'étage de montagne se différencie par des genres qui s'excluent localement puisqu'ils sont inféodés à des substrats différents, en forêt de montagne (genre *Papirinus*, sauf sur le Marojejy et sur le Tsaratanana), en prairie altimontaine (formations à *Erica*/genre *Anjavidiella* sur tous les massifs ; rochers de faible développement/genre *Vatomadiella* ou quartzite en pavage et graviers grossiers/genre *Madecassiella*, sauf sur le Marojejy et sur le Tsaratanana) ;

– le genre de moyenne altitude *Zebulonia* n'a été trouvé qu'au Tsaratanana.

L'ensemble des données sur les Collemboles Symphypléones montre que les sommets de Madagascar sont en continuité avec les étages de montagne et de moyenne altitude, les genres se relayant avec l'altitude et les types de formations végétales. Il existerait de plus une caractérisation différente selon les biotopes de l'étage de montagne dans les massifs du Centre et du Sud par rapport aux massifs du Nord.

Collemboles Poduromorphes

Parmi les Collemboles Poduromorphes Neanurinae (Cassagnau 1996 ; Betsch & Cassagnau 1996), moins épigés que les symphypléones, huit espèces des genres *Paleonura* Cassagnau, 1986, *Pronura* Delamare, 1953 et *Afrobella* Cassagnau, 1983 sont à répartition restreinte, dont cinq en zone de montagne, particulièrement dans le massif de l'Andringitra :

– *Afrobella mamillata* Cassagnau, 1996 et *A. scopa-*

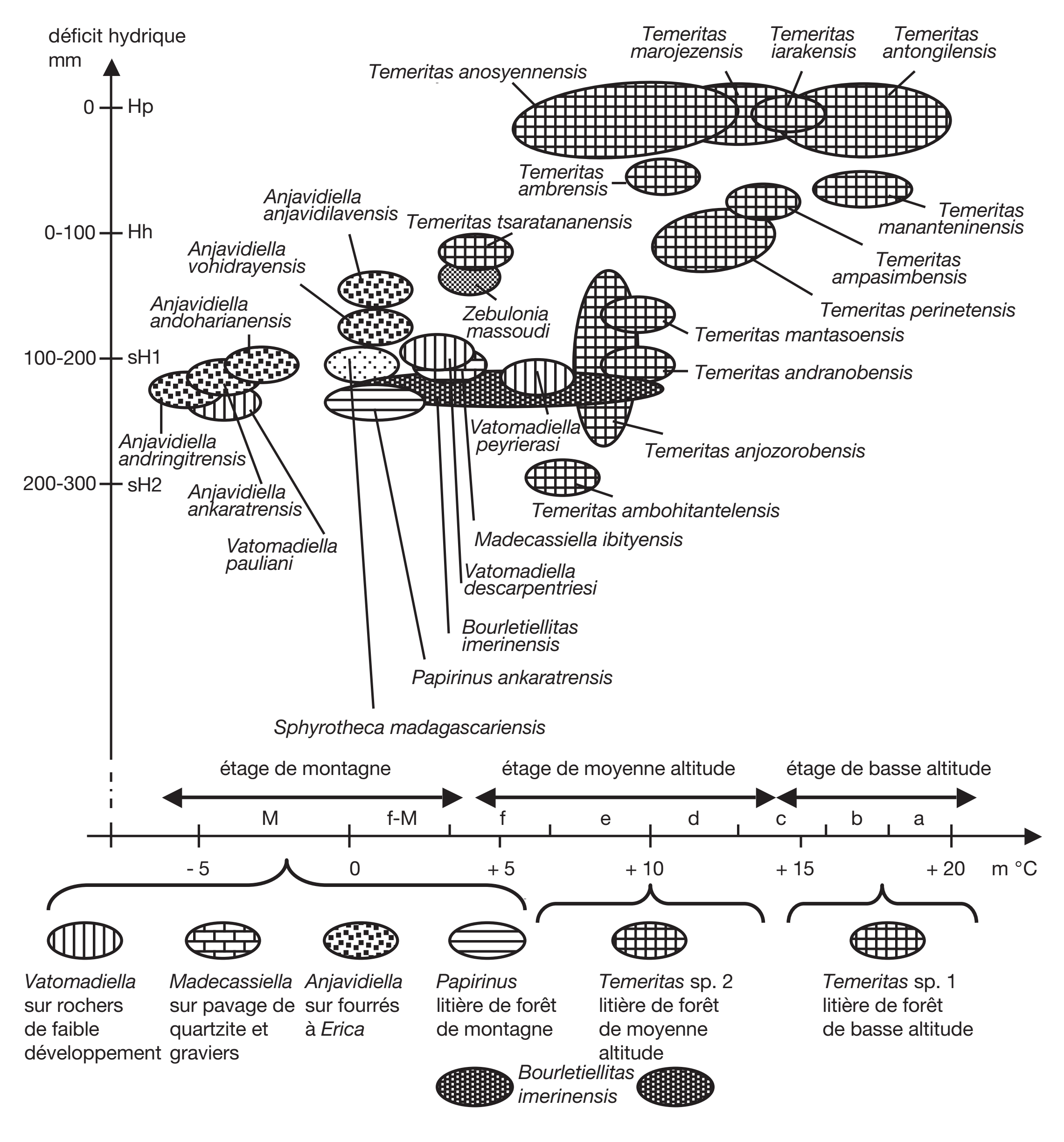


FIG. 8. — Distribution écologique des genres de Collemboles Symphypléones dans les domaines humide et subhumide de Madagascar, en fonction du déficit hydrique et de la moyenne des minima du mois le plus froid (Betsch 2003 modifié).

ria Cassagnau, 1996, dans toutes les formations arborées humides et sclérophylles du seul massif de l'Andringitra;

– *Pronura madagascariensis* Cassagnau, 1996 dans la zone sommitale de l'Andringitra;

– *Pronura anjavicola* Cassagnau, 1996 et *P. elegans* Cassagnau, 1996 à Anjavidilava. S'y ajoutent deux espèces de *Paleonura* qui ont une répartition bipolaire sur le plan écologique (Betsch & Cassagnau 1996).

Un contingent d'espèces de montagne s'est bien différencié sur le massif de l'Andringitra, mais un

isolement des massifs du Nord par rapport à ceux du Centre et du Sud n'a pas été établi.

Insectes Dermaptères (Jamet et al. *1999; Betsch* et al. *2000)*

Origines biogéographiques. Parmi les genres représentés par au moins une espèce non cosmopolite, on trouve :

– trois genres à majorité d'espèces orientales ;
– trois genres à majorité d'espèces éthiopiennes ;
– un genre à majorité d'espèces néotropicales ;
– trois genres à majorité d'espèces est- et centre-est-gondwaniennes ;
– quatre genres à espèces réparties sur l'ensemble des terres gondwaniennes ;
– des répartitions restreintes : Afrique australe-Madagascar, région éthiopienne-Madagascar ;
– des genres ou sous-genres endémiques : *Mesodiplatys* Steinmann, 1986 (six espèces), *Parablandex* Brindle, 1966 (deux espèces), *Isopyge* Borelli, 1931 (une espèce) et *Brachycosmiella* Steinmann, 1993 (une espèce).

Spécialisation des lignées. La grande majorité des lignées sont, chacune dans leur aire de répartition totale, centrées écologiquement sur un bioclimat d'humide à subhumide, de chaud à tempéré, à part deux lignées d'Afrique australe, inféodées à des bioclimats de type humide tempéré à frais. Les évolutions écologiques par spécialisation ont suivi globalement deux voies dont l'une est une adaptation au climat froid pour cinq genres (Fig. 9) :

– les genres *Isolabis* Verhoeff, 1902, *Antisolabis* Burr, 1910, *Metisolabis* Burr, 1910 et *Blandex* Burr, 1915 ont occupé tout ou partie des seuls massifs montagneux du Centre et du Sud ;
– le genre *Paracosmiella* Steinmann, 1993 occupe les seuls massifs du Nord par une espèce endémique.

La différenciation des cortèges de Dermaptères dans les massifs montagneux du Centre et du Sud par rapport aux massifs du Nord est établie.

Remarques

D'autres groupes animaux fournissent quelques éléments plus partiels :

– Fisher & Girman (2000), par une analyse de parcimonie de l'endémisme sur les fourmis Dacétonines, ont également décelé une différenciation entre les massifs du Nord (Manongarivo et Anjanaharibe) d'une part et les massifs du Centre et du Sud (Andringitra, Andohahela et pic Ivohibe) d'autre part ;
– Paulian & Viette (2003) notent que, dans les forêts orientales, les genres hypogés *Antireicheia* Basilewsky, 1951 et *Afroreicheia* Jeannel, 1957 ont pu être collectés depuis le sud (Andohahela) jusqu'à la Réserve spéciale d'Analamazaotra, mais que les très nombreuses et soigneuses prospections à Maroantsetra, la Montagne d'Ambre, le Marojejy et le Tsaratanana n'en ont fourni aucun.

On pourrait évoquer encore les résultats obtenus sur d'autres groupes de la faune du sol (par exemple les Protoures [Nosek 1978], et les crustacés Ostracodes [Danielopol & Betsch 1980]), mais les faibles échantillons d'espèces collectées pour ces groupes ne permettent pas d'en tirer autant de profit qu'avec les exemples exposés ci-dessus.

DISCUSSION

À l'issue de la première campagne consacrée à l'Andringitra, Paulian *et al.* (1971) identifiaient trois facteurs déterminant un écosystème de haute montagne :

– d'ordre thermique : températures sensiblement abaissées, moyennes thermiques annuelles de l'ordre de 10°C ou moins, basse pour le mois le plus froid avec des gelées nocturnes fréquentes en saison hivernale, amplitudes thermiques journalières élevées ;
– d'ordre conjoncturel : le critère altitudinal n'a qu'une valeur relative. Topographie, isolement du massif, caractéristiques du sol conditionnent la répartition des groupements végétaux qui eux-mêmes agissent sur la distribution des peuplements animaux ;
– d'ordre historique : le peuplement végétal et animal actuel résulte des modifications climatiques passées.

Nous pouvions alors écrire que ces derniers facteurs ne pourraient être développés qu'après l'étude taxonomique de l'ensemble du matériel et concluions que l'étude des composants des divers écosystèmes exigerait aussi une approche historique :

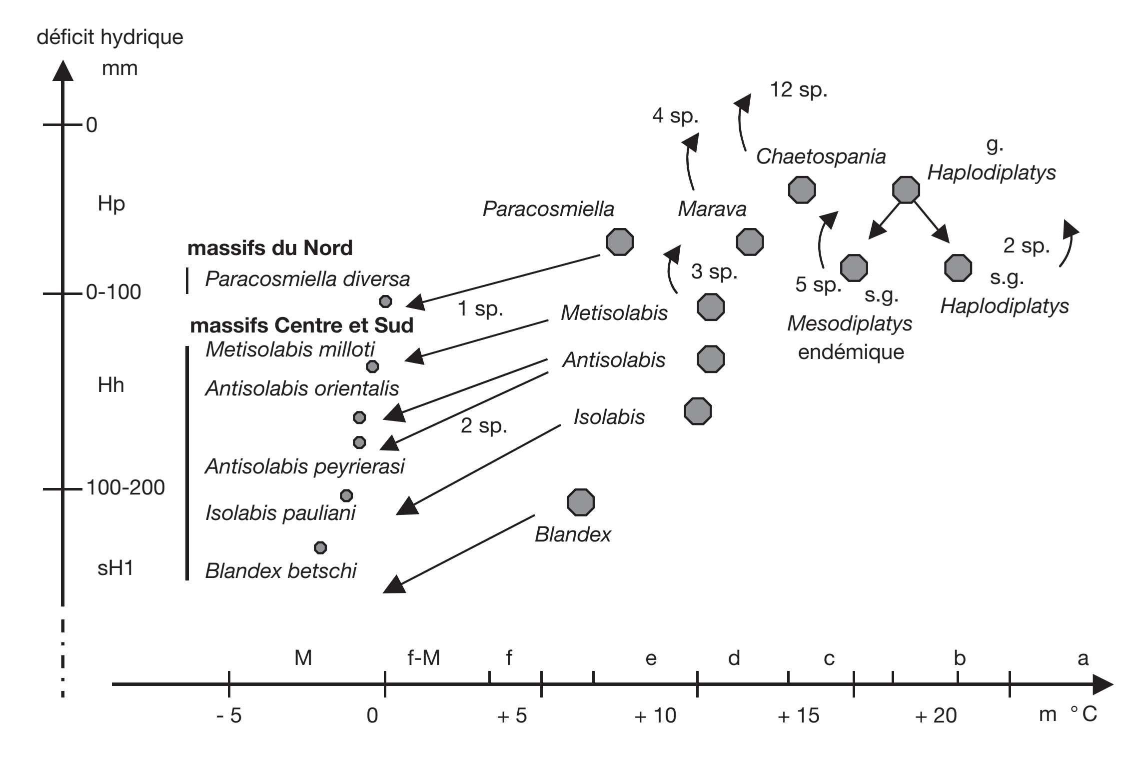


Fig. 9. — Distribution écologique et spécialisation des lignées des genres de Dermaptères dans les domaines humide et subhumide de Madagascar (d'après Betsch *et al*. 2000 modifié).

« Ces écosystèmes sont constitués en effet par l'action réciproque, en une opposition dialectique, des facteurs physiques du milieu et des facteurs historiques affectant les diverses espèces. » (Paulian *et al*. 1971: 264).

Pour ce massif de l'Andringitra, il nous semblait que, pour définir un domaine des hautes montagnes, il fallait faire intervenir deux critères :
– une altitude élevée, généralement supérieure à 2000 m ;
– une végétation basse (3 m au maximum), ou absente, correspondant à un sol squelettique ou au rocher nu.

Flore

Faute de relevés exhaustifs, ce qui n'était pas dans les objectifs de la RCP, nous n'avons pas de données complètes sur la composition floristique des formations végétales même si de nombreuses collectes de matériel furent faites. Il faudrait maintenant procéder à une « relecture » des très nombreux travaux botaniques sur les montagnes de Madagascar, ainsi qu'à un examen approfondi du matériel accumulé pendant plusieurs décennies d'exploration. Il était tentant de classer toutes les formations d'altitude dans un « Domaine des hautes montagnes » au-dessus de plus ou moins 2000 m, caractérisé par ses conditions climatiques et lui-même inclus dans la Région orientale (Humbert 1955). Ce domaine avait le même rang hiérarchique que ceux de l'Est, du Centre, de l'Ouest et du Sud. Sa végétation est représentée par la formation buissonnante éricoïde, fourré de montagne et groupements édaphiques associés. Le taux d'endémisme y est plus ou moins élevé selon les massifs (Perrier de la Bâthie 1927, 1936 ; Humbert 1928, 1951).

Au Nord, les premiers résultats du projet cité dans l'introduction, et animé par le troisième auteur de cet article (MWC), montrent l'existence d'endémiques sur le Tsaratanana, par exemple, dans la famille des

Araliacae (*Polyscias* sp. nov. 1, en cours d'étude par P. P. Lowry II, Missouri Botanical Garden) et celle des Pandanaceae (*Pandanus alpestris* Martelli) ; sur le Marojejy : chez les Araliaceae (*Schefflera halleana* Bernardi), les Asteraceae (*Helichrysum dracaenifolium* Humbert) les Pandanaceae (*Pandanus marojejicus* Callm. & Laivao) ou les fougères arborescentes : *Cyathea alticola* (Tardieu) Tindale. Il faut souligner que la quasi-totalité de ces taxons a été retrouvée dans les massifs adjacents au Tsaratanana (Ambohimiravavy) et au Marojejy (Andranamalala et Ankarongameloka) dans la végétation sommitale. Le fond commun à plus basse altitude est, par contre, plus riche en espèces ; nous citerons : Araceae (*Arophyton rhizomatosum* (Buchet) Bogner), Araliaceae (*Polyscias* sp. nov. 2), Melastomataceae (*Dichaetanthera tsaratananensis* Jum. & H.Perrier), Pandanaceae (*Pandanus pseudobathiei* Pic.Serm.), Urticaceae (*Boehmeria tsaratananensis* Leandri, *Pilea tsaratananensis* Leandri). Il est à noter qu'il existe, cependant, des espèces communes au Marojejy et au Tsaratanana dans le fourré sclérophylle des sommets : Araliaceae (*Schefflera favargeri* Bernardi), et chez les Sapindaceae (*Tina tsaratananensis* Choux).

Ces répartitions résulteraient d'une vicariance induite par les changements paléoclimatiques subis par la végétation, situation que l'on retrouve pour la faune (Fisher & Girman 2000 ; Goodman *et al.* 2006).

Faune

Les ceintures de végétation de moyenne altitude pourraient témoigner des liens paléoclimatiques du Quaternaire au cours duquel des interactions entre étages sont intervenues (Fig. 10).

Concernant les espèces de la faune du sol, ces différenciations se seraient effectuées :

– sur le versant oriental, selon un étagement altitudinal, donc selon un critère thermique, et sur les hautes terres, selon un gradient lié au déficit hydrique au cours de la saison sèche ;

– dans les étages de moyenne altitude et de montagne, coupés vers 750 m d'altitude en trois secteurs géographiques, le secteur nord-est, le secteur centre-est et le secteur sud-est (Betsch 2000).

La carte hypsométrique de Madagascar montre que l'étage de montagne et le versant oriental en moyenne altitude sont interrompus jusqu'à une altitude de 750 m au niveau de deux seuils, celui de Mandritsara séparant les massifs du Nord (Tsaratanana et Marojejy) des Hauts-Plateaux du Centre (portant l'Ankaratra, l'Ibity, l'Itremo et l'Andringitra) d'une part, le seuil de la Menarahaka entre Ivohibe et Vondrozo d'autre part, isolant tous les reliefs au sud de l'Andringitra. Or ces deux seuils (cf. aussi Fig. 1) n'exercent vraisemblablement pas une influence analogue :

– au niveau de Mandritsara, la crête est étroite et la plaine occidentale (0 à 300 m d'altitude) très large ; le bioclimat sec et subhumide non atténué pénètre loin vers l'est sur un front de plus de 350 km, incluant la cuvette du lac Alaotra, à déficit hydrique important (200-300 mm) ;

– le seuil de la Menaharaka est situé en bordure est d'une large pénéplaine sous bioclimat subhumide non atténué qui tamponne l'influence assez lointaine (150 km) du bioclimat subaride à l'ouest. Les distances entre les zones sous bioclimat humide ou subhumide atténué sont plus faibles que dans le nord, de plus entrecoupées de reliefs fonctionnant comme des relais.

La carte de la végétation de Humbert & Cours Darne (1965) note l'influence de la latitude sur la limite entre la forêt ombrophile de moyenne altitude et la forêt de montagne. Avec l'abaissement des températures et l'augmentation des précipitations occultes (rosée ; Battistini 1996) vers le sud, l'extension du bioclimat subhumide atténué entre l'Andringitra et les Chaînes anosyennes est vraisemblablement plus importante que ne l'indique la carte des bioclimats de Cornet (1974).

On peut donc penser que le seuil de la Menaharaka constitue une barrière plus facilement franchissable par la faune de moyenne altitude et de montagne que le seuil de Mandritsara.

Par rapport à la répartition des couvertures de végétation, la faune ne réagit pas de manière homogène. La dépendance trophique est indéniable, celle vis-à-vis du couvert végétal en tant que tampon par rapport au climat général et stationnel l'est également, mais doit être très largement nuancée : tous les groupes animaux ne sont pas aussi mobiles, ni aussi dépendants (poïkilothermes-homéothermes ; taille et donc capacité à s'abriter dans un microbiotope plus

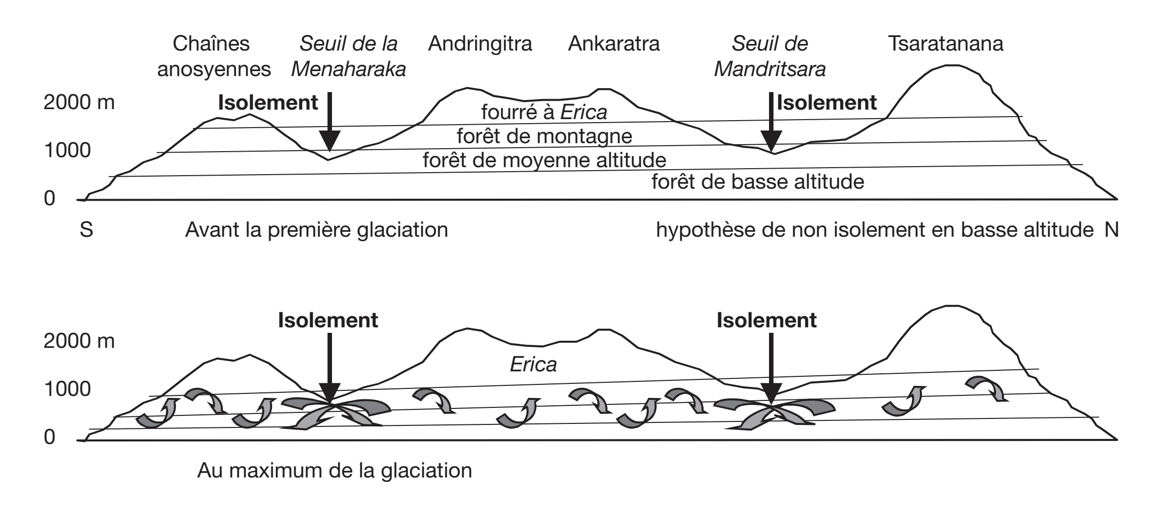


Fig. 10. — Isolement des secteurs nord-est, centre-est et sud-est dans le domaine oriental par les seuils de Mandritsara et de la Menaharaka et interactions probables entre étages (d'après Betsch 2000).

favorable). Il peut donc exister des décalages entre l'étage de végétation et ce même étage tel que l'ont investi certaines parties de la faune ; selon la taille et les adaptations d'une espèce, des microbiotopes particuliers auront étendu ou restreint sa répartition dans les différents étages.

CONCLUSIONS

Domaines des Hautes Montagnes et du Centre et leurs subdivisions

Le terme même de domaine prête à confusion. Il peut se référer à la flore ou à la végétation. Dans sa première acception, il est une subdivision floristique caractérisée par un endémisme au niveau spécifique, dans la seconde il désigne une unité de classification basée sur les formations végétales (Da Lage & Métailié 2000). Cette ambiguïté existe dans les divisions classiques de la végétation et de la flore malgache. Il n'est pas dans notre intention de discuter plus avant de cette catégorisation classique sauf dans le cas des montagnes et plus spécialement de l'étage sommital. Il est évident que les fourrés sclérophylles présentent des caractéristiques physionomiques et structurales et qu'ils doivent être classés dans une même unité de végétation. On retrouve d'ailleurs ce même type de végétation sur d'autres montagnes tropicales, en Afrique mais aussi en Amérique et en Asie. « Ces végétations floristiquement différentes, mais vivant dans un même milieu écologique sont biologiquement *homologues*, constituent des "homécies" » (Emberger 1971). Contrairement à l'Afrique, où Hedberg (1964) a réalisé des analyses sur des données globales afin d'appréhender les différents sommets africains, il n'existe pas encore de tels travaux à Madagascar qui permettraient de trancher plus facilement que par des exemples isolés.

Le Domaine des Hautes Montagnes est avant tout une réalité écologique et non biogéographique, comme l'ont montré Cornet & Guillaumet (1976). Il est à souligner ici qu'en 1921 déjà, Perrier de la Bâthie avait signalé la particularité des massifs du Nord (Marojejy et Tsaratanana) quant aux limites altitudinales des étages par rapport à l'uniformité topographique de la falaise orientale. Grâce aux données paléoclimatiques du Quaternaire, des oscillations climatiques dues à l'alternance des périodes glaciaires et interglaciaires ont été attestées mais sont peu nombreuses à Madagascar. Rossi (1978) parle, par exemple, d'une extension de la phase aride sur les versants sud et sud-est du Tsaratanana jusqu'à 2000 m d'altitude au Pliocène. Ces variations ont aussi été montrées en Afrique (Linder 2001) ou en Australie (Crisp *et al.* 2001). Les conséquences des translations des étages de végétation sur l'évolution

TABLEAU 4. — Hiérarchisation des entités floristiques de montagne à Madagascar. Les secteurs de haute montagne sont en gras.

Humbert (1955)	Koechlin *et al.* (1974)
Domaine du Centre	**Domaine du Centre**
Sous-Domaine du Centre-Nord	Sous-Domaine du Centre-Nord
Secteur des moyennes montagnes	Secteur des moyennes montagnes
Sous-Domaine du Centre-moyen	**Secteur du Tsaratanana et satellites**
Secteur des moyennes montagnes et hauts plateaux	**Secteur du Marojejy**
Sous-Domaine du Centre-Sud	Sous-Domaine du Centre-moyen
Secteur des moyennes montagnes et plateaux	Secteur des moyennes montagnes et hauts plateaux
	Secteur de l'Ankaratra et du Vakinankaratra
Domaine des hautes montagnes	**Secteur de l'Andringitra**
Secteur du Tsaratanana et satellites	Sous-Domaine du Centre-Sud
Secteur du Marojejy	Secteur des moyennes montagnes et plateaux
Secteur de l'Ankaratra et du Vakinankaratra	**Secteur de l'Andohahela**
Secteur de l'Andringitra	
Secteur de l'Andohahela	

restent à montrer, mais ces conditions climatiques extrêmes au cours du Quaternaire ont eu un effet certain sur les distributions actuelles des taxons de la faune et de la flore (Wilmé *et al.* 2006 ; Wilmé & Callmander 2006) et tendent aussi à ne pas soutenir le concept de Domaine des Hautes Montagnes défini sur des critères floristiques. Il serait alors plus judicieux de considérer les formations végétales d'un point de vue purement écologique et climatique : ceintures de végétation au sens de Hedberg (1951) ou étages bioclimatiques de végétation au sens d'Emberger (1971).

Le rang à accorder aux unités chorologiques montagnardes africaines a fait l'objet de nombreuses controverses (Bernardi 1979). Partageant le point de vue de Jacques-Félix (1970), qui récusait « le concept même d'une région réunissant les étages... de sommets géographiquement séparés » et préférait « considérer un massif montagneux comme une entité phytogéographique dont les étages dépendent les uns des autres », Koechlin *et al.* (1974), pour Madagascar, proposaient d'inclure les secteurs correspondant aux massifs de la Grande Île, réunis par Humbert dans le Domaine des Hautes Montagnes, dans les différents sous-domaines du Centre (Tableau 4).

Humbert (1955) a proposé une subdivision phytogéographique de son Domaine du Centre en trois Sous-Domaines (Nord, Centre et Sud). Cette subdivision devrait être aujourd'hui redéfinie au regard des nombreux travaux réalisés depuis ses travaux (Humbert & Cours-Darne 1965). Le Sous-Domaine du Centre-Nord, esquissé par Perrier de la Bâthie (1921) et défini par Humbert (1955), mériterait aujourd'hui d'être considéré comme un Domaine propre. Les travaux des zoologistes ont montré que la région des Hauts-Plateaux du Nord (« *Northern Highlands* » au sens de Carleton & Goodman 1998) associée aux régions montagneuses du Marojejy au Tsaratanana possède des éléments faunistiques distincts du reste du Domaine du Centre (voir aussi Raxworthy & Nussbaum 1996a, b). Ceci a encore été récemment confirmé par la découverte d'une nouvelle espèce de tenrec endémique de la région du Tsaratanana (Goodman *et al.* 2006). Comme montré précédemment, certains groupes zoologiques de petite taille, peu mobiles, bons indicateurs à la fois des origines biogéographiques et des conditions écologiques, indiquent également une disjonction entre les massifs du Nord de Madagascar et l'ensemble des massifs du Centre et du Sud. Par ses groupes cryptiques, la faune du sol montre cependant certaines spécialisations entre les massifs du Centre et du Sud relevant plus de la nature différente de ces massifs (Ankaratra *vs* Andringitra ou Chaînes anosyennes) que d'un isolement. Les périodes plus froides et plus sèches révélées au cours du Quaternaire (Rossi 1978 ; Straka 1996 ; Burney 1996, 1997) ont pu accentuer cet effet différentiel. Le fourré de montagne qui a régné périodiquement jusqu'à 900 m d'altitude près d'Andasibe a dû atteindre des

altitudes encore plus basses entre l'Andringitra et les Chaînes anosyennes. Les échanges entre le Centre et le Sud ont dû en être facilités alors qu'ils ont pu être plus difficiles entre le Centre et le Nord. C'est ainsi que des travaux de synthèse sur les Ptéridophytes tendent à montrer l'originalité du Sud par rapport aux Hauts-Plateaux du Nord (Rakotondrainibe 1999 ; Rakotondrainibe *et al.* 2003).

Le Domaine du Nord ainsi défini se limiterait aux forêts denses humides au-dessus de 800 m au nord du seuil de Mandritsara (Betsch 2000) incluant les massifs de Manongarivo, Marojejy, Tsaratanana et ses satellites. L'étude en cours du Projet Nord, dont quelques exemples sont cités plus haut, devrait contribuer à préciser définitivement la situation de ces entités biogéographiques basées sur le degré et la nature de l'endémisme de leurs constituants et, notamment, à mieux comprendre l'endémisme local caractérisant le massif du Tsaratanana et ses satellites déjà reconnu d'un point de vue faunistique (Raxworthy & Nussbaum 1996a ; Goodman *et al.* 2006).

Remerciements
Les auteurs souhaitent exprimer leur gratitude au Centre national de la recherche scientifique (CNRS), à l'IRD (centre ORSTOM de Tananarive pour la période 1966 à 1973), au Parc botanique et zoologique de Tsimbazaza (PBZT) ainsi qu'à l'Association nationale pour la gestion des aires protégées (ANGAP) pour les autorisations de recherche et de récolte. Nos remerciements vont aussi à Steven M. Goodman et Jean-Noël Labat pour leurs commentaires éclairés sur une version antérieure de ce texte.

Dans le cadre du projet des Hautes Montagnes du Nord, le dernier auteur tient à remercier toute l'équipe du Missouri Botanical Garden-Madagascar, spécialement Charles Rakotovao et Richard Razakamalala, Ornella Randriambololomamonjy et Nivo Rakotonirina ainsi que Porter P. Lowry II et Peter B. Phillipson (Missouri Botanical Garden, St-Louis, basés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris) ; le projet Nord est réalisé grâce au soutien du National Institute of Health, du National Science Foundation, et du U.S. Departement of Agriculture sous le Cooperative Agreement U01 TW000313 dans le cadre de l'International Cooperative Biodiversity Groups (ICBG) ; Research and Exploration Grant of the National Geographic Society Grant (7882-05 et 8114-06) et de Conservation International-Madagascar (Convention 234 et 474).

RÉFÉRENCES

Battistini R. 1965. — Problèmes géomorphologiques de l'extrême nord de Madagascar. *Revue de Géographie* (Madagascar) 7: 1-60.

Battistini R. 1996. — Paléogéographie et variété des milieux naturels à Madagascar et dans les îles voisines : quelques données de base pour l'étude biogéographique de la « région malgache », *in* Lourenço W. R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris: 1-17.

Bernardi G. 1979. — Biogéographie des montagnes africaines : I. Généralités. *Comptes Rendus de la Société de Biogéographie* 480: 5-28.

Betsch J.-M. 1974. — Étude des Collemboles de Madagascar. II. Principaux cadres génériques des Symphypléones de l'étage montagnard. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 3e sér., 219, Zoologie 147: 529-569.

Betsch J.-M. 1980. — Éléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, A, 116: 1-227.

Betsch J.-M. 2000. — Types de spéciation chez quelques collemboles Symphypléones Sminthuridae (Aptérygotes) de Madagascar, *in* Lourenço W. R. & Goodman S. M. (eds), Diversité et endémisme à Madagascar. *Mémoires de la Société de Biogéographie*, Paris: 295-306.

Betsch J.-M. 2003. — Collembola, Springtails, *in* Goodman S. M. & Benstead J. P. (eds), *The Natural History of Madagascar*. Chicago University Press, Chicago : 627-638.

Betsch J.-M. & Cassagnau P. 1996. — Origine, différenciation locale et endémisme de quelques groupes de microarthropodes du sol et de la litière à Madagascar, *in* Lourenço W. R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. OSRTOM, Paris: 535-558.

Betsch J.-M., Caussanel C., Albouy V., Jamet C. & Waller A. 2000. — Dermaptères de Madagascar. Facteurs écologiques et historiques de leur répartition. *Annales de la Société entomologique de France* N.S. 36: 185-220.

Birkinshaw C., Andriamihajarivo T. H., Randrianaina L., Randrianarivelo C., Rasolondraibe B. & Ravoahangy A. 2004. — *Évaluation bio-écologique des ressources naturelles et pressions anthropiques – études*

socio-économiques en vue d'établir une proposition de stratégie de conservation pour le Massif d'Itremo. Missouri Botanical Garden-Madagascar, Antananarivo, 66 p.

Birkinshaw C., Andriamihajarivo T. H., Rakotoarinivo C. R., Randrianaina L., Randrianarivelo C., Rasamimanana V. N., Rasolondraibe B., Ravoahangy A., Razafindrasoa R. & The Seing S. 2006. — *Le Massif d'Ibity : description, évaluation et stratégie de conservation*. Missouri Botanical Garden-Madagascar, Antananarivo, 55 p.

Burney D. A. 1996. — Climate change and fire ecology as factors in the quaternary biogeography of Madagascar, *in* Lourenço W. R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris: 49-58.

Burney D. A. 1997. — Theories and facts regarding Holocene environmental change before and after human colonization, *in* Goodman S. M. & Patterson B. D. (eds), *Natural Change and Human Impact in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.: 75-89.

Callmander M. W., Wohlhauser S. & Gautier L. 2003. — Notes biogéographiques sur les Pandanaceae du nord de Madagascar. *Candollea* 58 (2): 351-367

Carleton M. D. & Goodman S. M. 1998. — New taxa of Nesomyinae rodents (Muroidea : Muridae) from Madagascar's northern highlands, with taxonomic comments on previously described forms, *in* Goodman S. M. (ed.), A floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar : with reference to elevational variation. *Fieldenia: Zoology*, new series 90: 163-200.

Cassagnau P. 1996. — Collemboles Paleonurini primitifs de l'Afrique et de Madagascar. *Annales de la Société entomologique de France* N.S. 32: 121-161.

CSA (Conseil scientifique pour l'Afrique) 1956. — *Phytogéographie (Yangambi, 1956)*. CCTA, Londres, 22, 35 p.

Cornet A. 1974. — *Essai de cartographie bioclimatique à Madagascar. Notice Explicative* 55. ORSTOM, Paris, 28 p.

Cornet A. & Guillaumet J. L. 1976. — Divisions floristiques et étages de végétation de Madagascar. *Cahier ORSTOM*, sér. Biol., 11 (1): 35-40.

Crisp M. D., Laffan S., Linder H. P. & Monro A. 2001. — Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* 28: 183-198.

Da Lage A. & Métailié G. (eds) 2000. — *Dictionnaire de biogéographie végétale*. CNRS, Paris, 577 p.

Danielopol D. & Betsch J.-M. 1980. — Ostracodes terrestres de Madagascar : systématique, origine, adaptations. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 17 : 87-123.

Door L. J. & Oliver G. H. 1999. — New taxa, names, and combinations in *Erica* (Ericaceae-Ericoideae) from Madagascar and the Comoro Islands. *Adansonia*, sér. 3, 21 (3): 75-91.

Emberger L. 1971. — Considérations complémentaires au sujet des recherches bioclimatologiques et phytogéographiques-écologiques, *in Travaux de Botanique et d'Écologie*. Masson & Cie, Paris : 291-301.

Fisher B. L. & Girman D. J. 2000. — Biogeography of ants in eastern Madagascar, *in* Lourenço W. R. & Goodman S. M. (eds), Diversité et endémisme à Madagascar. *Mémoires de la Société de Biogéographie*, MNHN, OSRTOM, Paris: 331-344.

Gautier L. & Goodman S. M. (eds) 2002. — Inventaire floristique et faunistique de la Réserve Spéciale de Manongarivo, NW Madagascar. *Boissiera* 59: 1-435.

Goodman S. M. (ed.) 1996. — Floral and faunal inventory of the eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series 85: 1-319.

Goodman S. M. (ed.) 1998. — Floral and faunal inventory of the Réserve Spéciale d'Anjanaharibe-Sud, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series 90: 1-246.

Goodman S. M. (ed.) 1999. — Floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series 94: 1-297.

Goodman S. M. (ed.) 2000. — Floral and faunal inventory of the Parc National de Marojejy, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series 97: 1-286.

Goodman S. M. & Wilmé L. (eds) 2003. — Nouveaux résultats d'inventaires biologiques faisant référence à l'altitude dans la région des massifs montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud. *Recherches pour le Développement*, Sciences biologiques 19: 1-302.

Goodman S. M., Raxworthy C. J., Maminirina C. P. & Olson L. E. 2006. — A new species of shrew tenrec (*Microgale jobihely*) from northern Madagascar. *Journal of Zoology* 270: 384-398.

Guillaumet J.-L. 1974. — Comparaison entre les formations végétales de montagne à Madagascar et en Afrique orientale. *Bulletin de l'Académie malgache* 51 (1): 101-112.

Guillaumet J.-L. 1983. — Forêts et fourrés de montagne à Madagascar. *Candollea* 38 (2): 481-502.

Guillaumet J.-L. & Koechlin J. 1971. — Contribution à la définition des types de végétation dans les régions tropicales (exemple de Madagascar). *Candollea* 26 (2): 263-277.

Guillaumet J.-L., Betsch J.-M., Blanc C., Morat P., Peyrieras A. & Paulian R. 1975. — Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. III. Le Marojezy. IV. L'Itremo et l'Ibity. Géomorphologie, climatologie, faune et flore (Campagne RCP 225, 1972-1973). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 3e sér., no 309, Écologie générale 25: 29-67.

HEDBERG O. 1951. — Vegetation belts of the East African mountains. *Svensk Botanisk Tidskrift* 45: 140-202.
HEDBERG O. 1964. — Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica* 49: 1-144, 109 figs.
HUMBERT H. 1928. — Végétation des hautes montagnes de Madagascar. *Mémoires de la Société de Biogéographie* 2: 195-220.
HUMBERT H. 1951. — Les territoires phytogéographiques du nord de Madagascar. *Comptes Rendus sommaires des Séances de la Société de Biogéographie* 246: 176-184.
HUMBERT H. 1955. — Les territoires phytogéographiques de Madagascar. Leur cartographie, *in* Colloques internationaux du CNRS LIX. Les divisions écologiques du monde, Paris, juin-juillet 1954. *Année biologique*, 3e sér., 31 (5-6): 195-204 + carte.
HUMBERT H. & COURS DARNE G. (eds) 1965. — Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Notice de la carte de Madagascar. *Travaux de la Section scientifique et technique de l'Institut français de Pondichéry*, hors série 6: 1-164 + 3 cartes.
JACQUES-FÉLIX H. 1970. — Contribution à l'étude des Umbelliflorae du Cameroun. *Adansonia* 10 (1): 35-94.
JAMET C., WALLER A., ALBOUY V. & CAUSSANEL C. 1999. — Description d'espèces nouvelles de Dermaptères de Madagascar et mise à jour d'une liste des Dermaptères malgaches. *Annales de la Société entomologique de France*, N.S., 35 : 71-90.
JARRIGE J. 1978. — Contribution à l'étude des Coleoptera Brachelytra Staphylinidae du massif de l'Andringitra (Madagascar Centre). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 3e sér., no 514, Zoologie 353 : 245-296.
JENKINS M. D. 1987. — *Madagascar, an Environmental Profile*. World Conservation Union, Gland, Switzerland, 374 p.
KNAPP R. 1972. — *Die Vegetation von Afrika*. Gustav Fisher Verlag, Jena, 626 p.
KOECHLIN J., GUILLAUMET J.-L. & MORAT P. 1974. — *Flore et végétation de Madagascar*. J. Cramer, Vaduz, Liechtenstein, 687 p.
LINDER H. P. 2001. — Plant diversity and endemism in sub-Saharan tropical Africa. *Journal of Biogeography* 28: 169-182.
NOSEK J. 1978. — Madagascarian Protura. I. Taxonomy. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 3e sér., no 512, Écologie générale 41: 3-28.
PAULIAN R. 1961. — La zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. *Faune de Madagascar*, IRSM, Tananarive 13, 484 p.
PAULIAN R. & VIETTE P. 2003. — An introduction to terrestrial and freshwater invertebrates, *in* GOODMAN S. M. & BENSTEAD J. P. (eds), *The Natural History of Madagascar*. Chicago University Press, Chicago: 503-511.
PAULIAN R., BETSCH J.-M., GUILLAUMET J.-L., BLANC C. & GRIVEAUD P. 1971. — RCP 225. Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. I. – Le massif de l'Andringitra. 1970-1971. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux. *Bulletin de la Société d'Écologie* 2: 189-266.
PAULIAN R., BLANC C., GUILLAUMET J.-L., BETSCH J.-M., GRIVEAUD P. & PEYRIERAS A. 1973. — Étude des écosystèmes montagnards dans la région malgache. II. Les chaînes Anosyennes. Géomorphologie, climatologie et groupements végétaux (campagne RCP 225, 1971-1972). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 3e sér., no 118, Écologie générale 1: 1-40.
PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1921. — La végétation malgache. *Annales du Muséum colonial de Marseille*, 3e série, 9 : 268 p.
PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1927. — Le Tsaratanana, l'Ankaratra et l'Andringitra. *Mémoires de l'Académie malgache* 3 : 1-71.
PERRIER DE LA BÂTHIE H. 1936. — *Biogéographie des plantes de Madagascar*. Société d'Éditions géographiques, maritimes et coloniales, Paris, 156 p.
RAKOTONDRAINIBE F. 1999. — Pteridophytes of the Eastern slopes of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: distribution and floristic analysis, *in* GOODMAN S. M. (ed.), Floral and faunal inventory of the Réserve Naturelle Intégrale d'Andohahela, Madagascar: with reference to elevational variation. *Fieldiana: Zoology*, new series 94: 25-49.
RAKOTONDRAINIBE F., ANDRIAMBOLANTSOA R., RAHARIMALALA F. & FLORENS D. 2003. — Les Ptérydophytes des forêts denses humides au nord et à l'ouest de la cuvette d'Andapa : composition floristique et densité des peuplements, gradients de distribution, *in* GOODMAN S. M. & WILMÉ L. (eds), Nouveaux résultats d'inventaires biologiques faisant référence à l'altitude dans la région des massifs montagneux de Marojejy et d'Anjanaharibe-Sud. *Recherches pour le Dévelopement*, Sciences biologiques 19: 27-68.
RAXWORTHY C. J. & NUSSBAUM R. A. 1996a. — Patterns of endemism of terrestrial invertebrates in eastern Madagascar, *in* LOURENÇO W. R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris : 369-383.
RAXWORTHY C. J. & NUSSBAUM R. A. 1996b. — Montane amphibian and reptile communities in Madagascar. *Conservation Biology* 10: 750-756.
ROSSI G. 1976. — L'évolution paléoclimatique plio-Quaternaire de l'extrême-nord de Madagascar. *Revue de Géographie (Madagascar)* 29: 83-116.
ROSSI G. 1978. — Sur l'extension de la phase aride Pliocène dans le massif du Tsaratanana. *Revue de Géographie (Madagascar)* 33: 69-76.
SABOUREAU P. 1962. — Note sur quelques températures relevées dans les réserves naturelles. *Bulletin de l'Académie malgache*, N.S., 40 : 12-22.
STRAKA H. 1996. — Histoire de la végétation de

Madagascar oriental dans les derniers 10 millénaires, *in* Lourenço W. R. (ed.), *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris : 37-47.
Trochain J.-L. 1955. — Nomenclature et classification des milieux végétaux en Afrique noire française ; Colloque sur les régions écologiques du globe, Paris, juillet 1954. *Annales de Biologie* 31 (5-6): 73-93.
Vidal Romani J. R., Mosquera D. F. & Campos M. L. 2002. — A 12,000 yr BP record from Andringitra Massif (Southern Madagascar): post-glacial environmental evolution from geomorphological and sedimentary evidence. *Quaternary International* 93: 45-51.
Wilmé L. & Callmander M.W. 2006. — Les populations reliques de primates : les Propithèques. *Lemur News* 11 : 24-31.
Wilmé L. Goodman S. M. & Ganzhorn J. U. 2006. — Biogeographic evolution of Madagascar's microendemic biota. *Science* 312: 1063-1065.

Soumis le 14 février 2007 ;
accepté le 18 janvier 2008.